Kybernetik 14, 1—23 (1973)
© by Springer-Verlag 1973

Optomotorische Untersuchungen am visuellen System der Stubenfliege *Musca domestica* L.*

Bestimmung des optischen Auflösungsvermögens, der Kontrastempfindlichkeit und der Lichtflüsse in den Receptoren der Komplexaugen als Funktion der mittleren Umweltleuchtdichte

Hendrik Eckert
Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen

Eingegangen am: 1. Mai 1971; in revidierter Form am: 6. März 1972

Abstract

The compound eye of the housefly *Musca domestica* L. contains two different types of receptors. The visual acuity of the eye is determined by the divergence angle $\Delta\varphi$ between the optical axes of neighbouring ommatidia. $\Delta\varphi$ and its dependence on the mean pattern brightness is determined by an evaluation of the optomotor responses elicited from various test patterns. Based on the assumption that the visual fields of both types of receptors approximate the shape of a spatial Gaussian distribution they can be characterized by their half-width, designated as the acceptance angle $\Delta\varrho$. The contrast transfer from the optical environment onto the receptor cells is limited by $\Delta\varrho$. It is shown experimentally that $\Delta\varrho$ depends on the mean environmental brightness. The characteristic values $\Delta\varphi$ and $\Delta\varrho$ constitute the limiting factors for the light flux received by the receptors. The light flux Φ exciting the receptor cells is proportional to $(\Delta\varrho \cdot \Delta\varphi)^2$. If the product $\Delta\varrho \cdot \Delta\varphi$ is kept constant, there exists a certain ratio $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ that leads to an optimal combination of both, contrast transfer *and* resolution. The ratio $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ is experimentally determined and compared with the optimal condition. The torque exerted by fixed flying *Muscae* has been used as a measure of the reaction strength of the optomotor response elicited by the rotation of cylindrical patterns consisting of periodic distributions of surface brightness. The responses were investigated under different spatial wavelengths, contrasts, contrast frequencies and mean pattern brightness. Detailed results are:

1. The visual acuity (optical resolution power) of the compound eye of *Musca* is determined by the divergence angle $\Delta\varphi = 2.00^\circ \pm 0.06^\circ$ between the optical axes of those adjacent ommatidia which are not positioned in the same horizontally oriented row but – closer together – in neighboured rows.

2. $\Delta\varphi$ and consequently also the visual acuity do not depend on the mean environmental brightness.

3. The acceptance angle $\Delta\varrho$ changes with the mean brightness of the environment. According to experimental conditions only the minimal acceptance angle $\Delta\varrho_{\min}$ can be experimentally determined. $\Delta\varrho_{\min}$ decreases with increasing mean pattern brightness from 3.6°–4.1° to 1.7°.

4. The decrease of $\Delta\varrho_{\min}$ with increasing mean pattern brightness is not caused by a change of the acceptance angles of single receptors. The present tentative explanation is that the centrally located receptors No. 7 and 8 are participating in the uptake of relevant visual information at a critical brightness level.

5. Near the optomotor threshold the large acceptance angle $\Delta\varrho_{\min} = 3.6^\circ$ at very dim light would thus be associated with the receptors No. 1 to 6, whereas the smaller acceptance angle $\Delta\varrho_{\min} = 1.7^\circ$ with the receptors No. 7 and 8.

6. Due to a sample spacing of $\Delta\varphi = 2^\circ$, the acceptance angles of neighbouring receptors No.1 to 6 show a considerable overlap.

7. Based on anatomical data, the difference in absolute light sensitivity for both receptor systems is calculated. It is predicted that the absorption rate of light quanta in the less sensitive system of the receptors No. 7 and 8 should be reduced by a factor of 24–48 compared to the more sensitive system of the receptors No. 1 to 6. This factor nicely meets the experimentally determined brightness thresholds of both receptor systems.

8. The optimal condition $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 0.62$ is nearly fulfilled by the receptor system No. 7 and 8 of *Musca*. The experimentally determined ratio amounts to $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 0.83$. For the receptor system No. 1 to 6 one finds $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 1.86$; in that system the transfer of spatial wavelengths is mainly limited by the reduced contrast transfer which drops to low values before the optical resolution limit is reached.

9. Based on the hypothesis that movement perception of the fly *Musca* is due to a correlation of sensory data one would expect an optomotor peak reaction at a spatial wavelength of $\lambda_{\max} = 8^\circ$ and a decrease of the optomotor response towards longer spatial wavelengths. The experimental data are in conflict with these predictions. The present notion is that the absence of the expected reaction decrease is not likely to be caused by a saturation effect in the reaction but rather is explainable in terms of a receptor system consisting of larger numbers of receptor types No. 1 to 6 whose excitations being summed before a correlation evaluation takes place.

* Dissertation des Fachbereichs Biologie der Freien Universität Berlin, 1970.

1970

1. Einleitung

Ein Tier empfängt mit Hilfe seiner Lichtsinnesorgane Informationen über die optische Umwelt. Auf die Reizaufnahme durch die Photoreceptoren, die Reizumwandlung und -weiterleitung im *receptiven System* folgt die Verarbeitung optischer Information im *perceptiven System*. Von hier werden über das *motorische System* unter anderem Reaktionen ausgelöst, die auf der Perception der Bewegungsrichtung und der Geschwindigkeit optischer Reizmuster beruhen. Diese Reaktionen werden als *optomotorische* Reaktionen bezeichnet.

Die optomotorischen Reaktionen lassen sich im Prinzip dazu verwenden, sowohl Eigenschaften des receptiven Systems zu untersuchen, als auch die funktionellen Verrechnungsstrukturen des perceptiven Systems zu analysieren, die der Reaktion des Tieres zu Grunde liegen. Eigenschaften des *receptiven* Systems, wie sie in der vorliegenden Arbeit ermittelt wurden, lassen sich quantitativ ermitteln, wenn man im Versuch dafür Sorge trägt, daß die Erregungszustände am Ausgang des receptiven Systems gegenüber den Änderungen der optischen Reizparameter, von denen die Reaktion des Tieres abhängt, unverändert bleiben. Diese Untersuchungsmethodik gestattet es wegen der Einbeziehung der Informationsverarbeitung im *perceptiven* System die *physiologisch wirksamen* Augenparameter zu bestimmen.

Im Versuch lassen sich optomotorische Reaktionen auslösen, wenn man eine optisch gegliederte Umwelt um das Tier dreht. Um die Reaktion quantitativ messen zu können, muß man durch eine geeignete Versuchsanordnung dafür Sorge tragen, daß die Größe des gebotenen Reizes nicht durch Eigenbewegungen unkontrollierbar verändert wird, ohne das Tier aber daran zu hindern, optomotorische Reaktionen auszuführen. Die Messungen, die der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegen, wurden daher mit einem Flugkompensator durchgeführt (siehe Kunze, 1961; Fermi u. Reichardt, 1963; Götz, 1964) der es ermöglichte, die optomotorischen Reaktionen des Versuchstieres quantitativ als kompensierbares Drehmoment zu messen (s. 2.3).

Für die Bestimmung *physiologisch wirksamer* Augenparameter bot sich das Komplexauge der Stubenfliege *Musca domestica* L. (Muscidae, Diptera) an, da bereits viele Untersuchungen über das receptive System vorliegen. Hierdurch war die Möglichkeit gegeben, die im Verhaltensversuch zu ermittelnden physiologisch wirksamen Eigenschaften der Lichtreceptoren mit Befunden zu vergleichen, die mit anderen Methoden erhalten worden waren.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, die Augenparameter, die die Übertragungseigenschaften des Auges für räumliche Wellenlängen eines Kontrastmusters limitieren, sowie ihre Abhängigkeit von der mittleren Umweltleuchtdichte zu bestimmen. Diese sind:

a) Der Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien, der das optische Auflösungsvermögen des Komplexauges bestimmt.

b) Der Öffnungswinkel $\Delta\varrho$, der die Übertragung des Musterkontrastes auf das Receptorenraster begrenzt; wobei mit $\Delta\varrho$ die Halbwertsbreite der als räumliche Gaußfunktion approximierten Lichtempfindlichkeits-Verteilungsfunktion eines Receptors bezeichnet wird.

Diese für die Auflösung und die Kontrastübertragung bestimmenden Parameter $\Delta\varphi$ und $\Delta\varrho$ limitieren den Lichtfluß im Receptor. Die optimale Übertragung räumlicher Musterwellenlängen auf das receptive System hängt, wie Götz (1964, 1965 a, b) gezeigt hat, vom Verhältnis $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ ab. In Kapitel 4.3 wird die Erfüllung der Optimalbedingung durch das *Musca*-Komplexauge untersucht.

2. Methoden

2.0 Material und Präparation

Als Versuchstiere dienten 3–6 Tage alte Weibchen der Stubenfliege *Musca domestica* aus der Institutszucht. Die dem Zuchtkasten entnommenen Fliegen wurden kurzfristig mit CO_2 betäubt, die Weibchen aussortiert und auf 0° C unterkühlt. Die Ocellen wurden mit schwarzem Wachs abgedeckt, damit nur die Facettenaugen optische Reize empfangen konnten. Für die Durchführung reproduzierbarer optomotorischer Messungen im Drehzylinder war es notwendig, die Tiere an einem Meßsystem fixiert aufzuhängen, damit die Relativgeschwindigkeit zwischen dem Fliegenauge und dem bewegten Muster nur von der Drehgeschwindigkeit des Musterzylinders abhing. Zu diesem Zweck wurden Kopf und Thorax der Fliegen durch eine Wachsbrücke miteinander verbunden, an die ein Pappstückchen angeklebt war. Als Klebewachs wurde eine Mischung aus Bienenwachs und Colophonium verwandt. Die in dieser Weise präparierten Fliegen wurden einzeln in kleinen Plastikkäfigen gehalten und mit Wasser und einer Mischung aus Zucker und Hefeextrakt in Agar versorgt. Für Versuche wurden die Tiere frühestens 3 Std nach der Präparation verwandt. Die Lufttemperatur im Versuchsraum betrug zwischen 20 und 30° C, die relative Luftfeuchtigkeit 50–70%.

2.1 Reizgebung

Der Versuchsaufbau ist in Abb. 1 dargestellt. Das Versuchstier wurde am Pappstückchen von einer Klammer gehalten, die Teil einer Drehmomenten-Meßapparatur (s. 2.3) war. Sein Kopf war in der Achse eines vertikal orientierten Drehzylinders (Z_D) so ausgerichtet, daß die horizontalen Ommatidienreihen senkrecht zur Drehachse des Zylinders angeordnet waren. Die Drehzylinder wurden mit Blenden aus schwarzem Papier abgedeckt, so daß das

UNIV. LEIDEN BIBL.

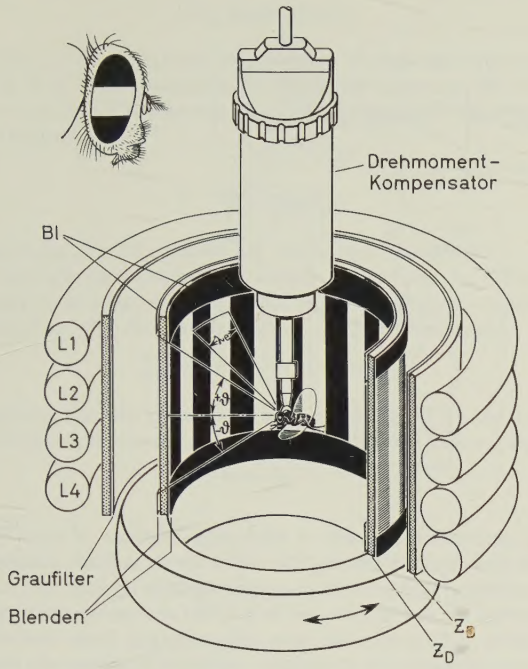

Fig. 1. Experimental device used to elicit and measure optomotor responses of fixed flying *Muscae*. The animal being firmly attached to a torque-measuring device (Fig. 2) is centered in the axis of a pattern cylinder (Z_D) which rotates perpendicularly to the animals body long-axis. The pattern wavelength λ_e is given in degrees. The patterns are illuminated by four circular fluorescent lamps (L1–L4). In order to obtain a homogeneous brightness distribution (Lambert-surface), a stationary diffusing illumination cylinder (Z_B) is inserted between the lamps and the pattern cylinder. The pattern brightness can be reduced by inserting neutral density filters (Graufilter) into the illumination cylinder Z_B. The visual field of the fly is restricted to $\alpha = \pm 22.5°$ in the vertical direction by means of masks ($B1$). The stimulated portion of the eye is shown in white in the inset

Blickfeld für das Fliegenauge in der Vertikalen auf $\vartheta_{max} = \pm 22.5°$ beschränkt war. In der Horizontalen wurde es nicht begrenzt. Hier erstreckt sich das Sehfeld eines Fliegenauges von $\pm(4–6)°$ bis ca. $\pm 160°$ (s.a. 4.0). Die Sehfelder beider Augen überlappen sich demnach frontal um 8–12°. Die Einschaltfigur zeigt den gereizten Augenbereich (weiß).

Alle Versuche wurden mit Drehzylindern, die aus vertikalen, periodisch angeordneten, gleich breiten Streifen bestanden, durchgeführt. Die Breite eines dunklen und eines benachbarten hellen Streifens wird als räumliche Musterwellenlänge λ_e (Abb. 1) bezeichnet und in Winkelgraden angegeben. Für kleine Musterwellenlängen $\lambda_e = 1–21{,}2°$ wurden Metallpräzisionszylinder verwandt, in die Schlitze gefräst waren. Für größere Musterwellenlängen $\lambda_e = 30–360°$ diente ein durchsichtiger Plexiglaszylinder, in den die Muster eingelegt wurden. Sie bestanden aus Klarsichtfolien, auf die schwarze Streifen unterschiedlicher Breite aufgeklebt waren. Für Muster der Wellenlänge $\lambda_e = 360°$ wurden Planfilmfolien (Agfa IP 24 und Kodak Professional X, in Rodinal 1 : 50 entwickelt) mit unterschiedlichen Transmissionsgraden gegeneinander gesetzt, so daß auch der Kontrast des Musters variiert werden konnte.

Da bei hohen Leuchtdichten schon sehr kleine Kontraste des Musters eine optomotorische Reaktion auslösen, wurde ein Kontrollversuch durchgeführt: bei einer Leuchtdichte von 6000 Apostilb (asb) – die höchste in den Experimenten verwandte Leuchtdichte betrug 3000 asb – konnte mit einer in den Drehzylinder eingelegten Klarsichtfolie keine Reaktion mehr ausgelöst werden. In einem entsprechenden Versuch wurde auch mit schwarzem Papier (im Experiment als Blenden zur Begrenzung des Sehfeldes verwandt) keine Reaktion festgestellt.

Die Drehzylinder besaßen einen Durchmesser von 10,2–11,4 cm. Sie wurden von einem 3-Phasen-Drehstrommotor über ein Planetengetriebe angetrieben, das wahlweise einzustellende Geschwindigkeiten von 0,048–6184°/sec erlaubte. Von außen wurden die Drehzylinder mit 4 Ringleuchten L1–L4 beleuchtet (Philips TLE 22W/34 de Luxe), die eine Farbtemperatur von 3200° K aufwiesen (nach Angabe der Firma Kaiser, Stuttgart). Der Betrieb der Lampen und auch die Feinabstimmung der Leuchtdichte der Reizmuster erfolgte mit stabilisierter Gleichspannung. Die Polung der Lampen wurde nach jeweils 4 Betriebsstunden gewechselt, um eine Schwärzung am negativen Pol zu vermeiden. Um zusätzlich zu verhindern, daß die während einer Betriebsphase nicht ganz zu vermeidende Schwärzung an den Polen der Lampen einen Einfluß auf die Homogenität der Leuchtdichte-Verteilung ausübte, wurden die 4 Ringleuchten mit ihren Polen um 90° gegeneinander verschoben und zwischen Muster und Lampen ein Mattglaszylinder (Z_B) angebracht. Die Einstellung verschiedener mittlerer Leuchtdichten wurde mit Graufiltern (Gelatinefiltern) vorgenommen, die in den Beleuchtungszylinder Z_B eingelegt werden konnten.

2.2 Lichtmessung

Die an den inneren Oberflächen der Muster auftretenden Leuchtdichten wurden mit linear anzeigenden Lichtmeßgeräten (Photozelle MD 100 sV der Firma Zeiss und Photomultiplier 1 P 28 der Firma RCA) gemessen, die mit einem Luxmeter (Gossen & Co.) geeicht waren. Die Leuchtdichten werden in dieser Arbeit in der lichttechnischen Einheit Apostilb (asb) $\left[1 \text{ Apostilb} = 10^{-4} \text{ Lambert} = \frac{1}{\pi} \cdot \frac{cd}{m^2}\right]$ angegeben. Die mittlere Leuchtdichte der Musterzylinder ist definiert als

$$\bar{B} = \tfrac{1}{2}(a+b),$$

der Kontrast der Zylindermuster als

$$m = \frac{a-b}{a+b},$$

wobei a die maximal, b die minimal auftretenden Leuchtdichten in einer Musterperiode bezeichnen.

2.3 Messung und Registrierung der Reaktion

Für die Experimente wurde das Versuchstier eine dreiviertel Stunde lang dunkeladaptiert und anschließend für 10 min auf die mittlere Leuchtdichte $\bar{B}_e$ helladaptiert. Für diese Zeitdauer wurde ihm ein Styroporbällchen gereicht, das bei Beginn der Messung weggezogen wurde. Dem fliegenden Tier wurde nun das bewegte optische Reizmuster geboten, d.h. der Drehzylinder wurde mit einer vorgewählten Geschwindigkeit einmal rechts herum und einmal links herum – jeweils 45 sec – gedreht. Eine Reaktion des Tieres in Drehrichtung des Zylinders wurde mit positiv bezeichnet, entgegen der Drehrichtung mit negativ. Das mittlere Drehmoment wurde als $\frac{1}{2}$ (Reaktion auf Zylinderdrehung „rechts" minus Reaktion auf Zylinderdrehung „links") gemessen, um eine eventuelle Asymmetrie

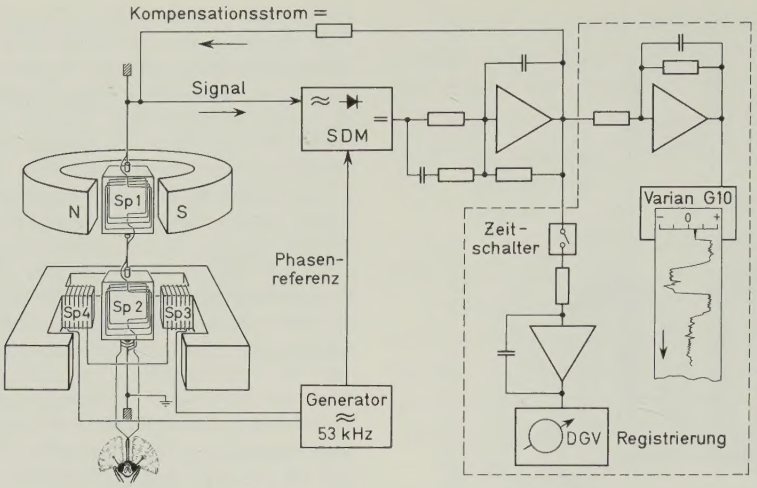

Fig. 2. Block diagram of the device used throughout the experiments for a quantitative measure of the torque reactions of fixed flying *Muscae*. A high frequency generator (53 kHz) energizes the two coils Sp3 and Sp4. Another coil (Sp2) to which the fly is firmly attached is located in the alternating magnetic field elicited by these coils. Each turning reaction of the fly induces a current signal in the coil, Sp2, which is phase sensitive rectified. The rectified signal, after high amplification, is fed into the coil Sp1 located in the field of a permanent magnet, inducing a compensatory torque. The compensation current as a function of the flight torque had been calibrated (Fig. 3) and was either recorded with an ink plotter (Varian G 10, time constant $\tau = 3$ sec) or after being integrated for 45 seconds, registered by means of a digital voltage meter (*DGV*). *SDM*: phase-sensitive rectifier and amplifier. Symbols ▷ are used for *dc*-amplifiers

in der Reaktion des Tieres auszuschalten (diese könnte auf einer der Fliege eigenen Asymmetrie beruhen und/oder auf nicht völlig zentrischer Befestigung des Tieres in der Meßapparatur).

Die reaktionsbestimmenden Parameter wurden in unsystematischer Reihenfolge geboten, wodurch eine durch die Ermüdung des Tieres bedingte Abnahme der Reaktionsstärke keinen Einfluß auf die Kurvenform hatte, sondern lediglich die Streuung erhöhte.

Die für die Messungen verwandte Drehmoment-Meßapparatur ist bereits von Fermi u. Reichardt (1963) und Götz (1964) ausführlich beschrieben worden und wird deshalb in dieser Arbeit nur im Prinzip abgehandelt (Prinzipskizze des Systems, Abb. 2): Das an ein Stückchen Karton geklebte Versuchstier wird von einer Klammer gehalten, die fest mit einem Doppelspulensystem verbunden ist. Die untere Spule befindet sich im Wechselfeld eines Hochfrequenzkerns, der von einem Generator mit 53 kHz gespeist wird, die obere Spule zwischen den Polen eines Permanentmagneten. Das Doppelspulensystem ist reibungsfrei an Spannbändern aufgehängt und kann zum Einhängen der Fliege arretiert werden. Solange die Doppelspule sich in der Nullage befindet, schneiden keine Kraftlinien des hochfrequenten Magnetfeldes die Windungsebene der unteren Spule. Wird das System ausgelenkt, so wird in der unteren Spule eine Signalspannung induziert, die bei kleinen Auslenkwinkeln der Auslenkung proportional ist. Je nach Auslenkrichtung ist die Signalspannung mit der Erregerspannung des *HF*-Feldes in Phase oder gegenüber dieser um 180° phasenverschoben. Sie wird verstärkt, phasenabhängig gleichgerichtet (bei Umkehr der Phasenlage wird die Polung der resultierenden Gleichspannung umgekehrt) und bestimmt den Betrag des Kompensationsstromes, der der oberen Spule nach hoher Zwischenverstärkung zugeführt wird. Das dadurch in der oberen Spule erzeugte Drehmoment ist bei entsprechender Polung dem von außen einwirkenden Drehmoment R entgegengesetzt und beträgt im eingeschwungenen Zustand wegen der hohen Zwischenverstärkung praktisch $-R$. Somit ist der registrierte Kompensationsstrom ein direktes Maß für Größe und Vorzeichen des von der Fliege ausgeübten Drehmoments. Er wurde als Funktion der Zeit mit einem Tintenschreiber (Varian *G* 10) aufgezeichnet, dem eine *RC*-Kombination mit einer Zeitkonstante von $\tau = 3$ sec vorgeschaltet war. Der Kompensationsstrom wurde elektronisch integriert, um ein über ein bestimmtes Zeitintervall gemitteltes Drehmoment zu erhalten.

Zur Eichung wurde die Apparatur durch Drehmomente bekannter Größe ausgelenkt und der Kompensationsstrom gemessen. Im gesamten Meßbereich hängt der Kompensationsstrom linear vom Drehmoment ab. Dieser Zusammenhang (Eichkurve) ist in Abb. 3 dargestellt.

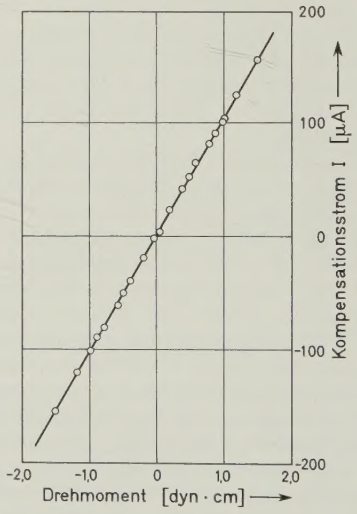

Fig. 3. Calibration diagram of the torque-compensating device

2.4 *Auswertung*

Die in dieser Arbeit dargestellten Meßkurven wurden an jeweils 7–16 Tieren gewonnen. In den Abbildungen sind die Mittelwerte $\bar{x}$ aus den Einzelmessungen x_i und die Standardabweichungen der Mittelwerte

$$\sigma = \pm\sqrt{\frac{\sum_i (x_i - \bar{x})^2}{N(N-1)}}$$

aufgetragen. Die Gesamtzahl der Messungen betrug N.

Der Schwellenkontrast m^*, der zur Berechnung des Öffnungswinkels $\Delta\varrho$ benötigt wird, wurde mit Hilfe einer Regressionsgeraden Y berechnet. Für die Berechnung von Y gilt die Bedingung:

$$\sum_j \sum_i (y_{ji} - Y_j)^2 = \text{Minimum}\,.$$

Bezeichnet man die einzelnen Kontrastwerte mit x_j ($=\log m$) und die zu ihnen gehörigen Reaktionswerte R[dyn · cm] mit y_{ji}, so gilt:

$$Y = \bar{y} + b(x - \bar{x})$$

$$\bar{y} = \frac{1}{N}\sum_j \sum_i y_{ji}$$

$$\bar{x} = \frac{1}{N}\sum_j N_j x_j$$

$$N = \sum_j N_j$$

$$b = \frac{\sum_j \sum_i (x_j - \bar{x})(y_{ji} - \bar{y})}{\sum_j (x_j - \bar{x})}\,.$$

Die Vertrauensgrenzen der Regressionsgeraden wurden für eine Sicherheitsschwelle von $p = 0{,}01$ nach folgender Formel berechnet:

$$y_j \pm t_{0,01} \cdot s_j \sqrt{\frac{1}{N} + \frac{(x_j - \bar{x})^2}{\sum_j (x_j - \bar{x})}}$$

mit

$$s_j = \pm\sqrt{\frac{1}{N-2}\sum_j (y_{ji} - y_j)^2}\,.$$

Die Prüfung auf signifikanten Unterschied zweier Mittelwerte erfolgte vermittels eines STUDENT-t-Testes für unverbundene Stichprobenmittelwerte nach der Formel

$$t_{N_1+N_2-2} = \frac{\bar{x} - \bar{y}}{s_D}$$

mit

$$s_D = \pm\sqrt{\frac{\sum_i (x_i - \bar{x})^2 + \sum_i (y_i - \bar{y})^2}{N_1 + N_2 - 2}\left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}\right)}\,.$$

Hierin bedeuten x_i, y_i die Einzelwerte, $\bar{x}, \bar{y}$ die Mittelwerte zweier Stichproben des Umfanges N_1 und N_2.

2.5 *Terminologie und Formeln*

Bisherige Untersuchungen der optomotorischen Reaktionen von Insekten (siehe Gaffron, 1934; Hassenstein, Reichardt, Varjú, 1951–1967; Kunze, 1961; Fermi u. Reichardt, 1963; Götz, 1964, 1965a, b; McCann u. MacGinitie, 1965; Übersicht Reichardt, 1969) haben ergeben, daß sich diese Reaktionen durch die *Reaktionsgleichung*

$$R \sim F(w_a; \lambda_a) \cdot f(m_a; \bar{B}_a) \cdot g(\lambda_e; \Delta\varphi) \qquad (1)$$

beschreiben lassen.

Hierin stehen die Indices e (a) für den *Eingang (Ausgang)* des *receptiven Systems*. λ_e [Grad] bezeichnet die *räumliche Grundwellenlänge* (s. Abb. 1), m_e den *Kontrast* des periodischen Musters, w_e[Grad/sec] seine *Winkelgeschwindigkeit* und $\bar{B}_e\left[\text{Apostilb} = \frac{1}{\pi}\frac{cd}{m^2}\right]$ seine *mittlere Leuchtdichte*. Der Quotient $\frac{w_e}{\lambda_e}$ [Hz] wird als *Kontrastfrequenz* bezeichnet.

Der Term $g(\lambda_e; \Delta\varphi)$ wird als *Interferenzglied* bezeichnet. Beruht die Bewegungsperception auf einer *korrelativen* Verrechnung der Receptorsignale, so hat er die Form

$$g(\lambda_e; \Delta\varphi) = \sin\frac{2\pi \cdot \Delta\varphi}{\lambda_e}\,. \qquad (2)$$

Hierin ist der *Divergenzwinkel* zwischen den Achsen benachbarter Receptoren mit $\Delta\varphi$ bezeichnet. Definiert man eine der Bewegungsrichtung des Musters gleichsinnige Reaktion des Tieres *(Folgereaktion)* als positiv, eine entgegengerichtete *(Gegenreaktion)* als negativ, so beschreibt die Beziehung (2) Vorzeichen und Nulldurchgänge (Wechsel von positiver zu negativer Reaktion) der optomotorischen Reaktionen. Der Betrag der Reaktion hängt von allen drei Teilfunktionen der Gl. (1) ab.

Die Parameter m_a und $\bar{B}_a$, das sind die durch die Eigenschaften des receptiven Systems veränderten Musterparameter m_e und $\bar{B}_e$, können auf folgende Weise berechnet werden (Fermi u. Reichardt, 1963; Götz, 1964): Für ein bewegtes sinusförmiges Kontrastmuster ist die Musterleuchtdichte B_e als Funktion der Winkelkoordinate φ und der Zeit t durch

$$B_e(\varphi; \vartheta; t) = \bar{B}_e\left[1 + m_e \sin\frac{2\pi}{\lambda_e}(\varphi + w_e t)\right] \qquad (3)$$

gegeben (φ und ϑ bezeichnen die auf die optische Achse eines Receptors bezogenen Raumwinkelkoordinaten). Den Beitrag dB_a des zugehörigen Raumwinkelelementes $d\Omega$ zur Gesamtleuchtdichte B_a in der Receptorebene erhält man aus dem Produkt der Leuchtdichte $B_e(\varphi; \vartheta; t)$ und der Empfindlichkeitsverteilung des Einzelreceptors $G(\varphi; \vartheta)$:

$$dB_a = B_e(\varphi; \vartheta; t) \cdot G(\varphi; \vartheta)\, d\Omega\,. \qquad (4)$$

Approximiert man $G(\varphi; \vartheta)$ durch eine räumliche Gaußfunktion mit der Halbwertsbreite $\Delta\varrho$, also

$$G(\varphi; \vartheta) = e^{-\frac{4\ln 2}{\Delta\varrho^2}(\varphi^2 + \vartheta^2)}\,, \qquad (5)$$

so ergibt Integration von Gl. (4):

$$B_a = \frac{\pi\Delta\varrho^2}{4\ln 2}\,\bar{B}_e\left[1 + m_e \cdot e^{-\frac{\pi^2}{4\ln 2}\left(\frac{\Delta\varrho}{\lambda_e}\right)^2} \cdot \sin\frac{2\pi}{\lambda_e} w_e t\right]. \qquad (6)$$

Die Halbwertsbreite $\Delta\varrho$ wird im allgemeinen als *Öffnungswinkel* bezeichnet.

Durch Koeffizientenvergleich in den Gl. (6) und (3) lassen sich die gesuchten Reizparameter m_a und $\bar{B}_a$ ermitteln:

$$m_a = m_e \cdot e^{-\frac{\pi^2}{4\ln 2}\left(\frac{\Delta\varrho}{\lambda_e}\right)^2} = m_e \cdot h_s(\lambda_e; \Delta\varrho)\,. \qquad (7)$$

Index s steht für ein sinusförmiges Muster. Der Term $h_s(\lambda_e; \Delta\varrho)$ wird als *Kontrastübertragungsfunktion* bezeichnet. Für die übertragene mittlere Leuchtdichte $\bar{B}_a$ gilt

$$\bar{B}_a = \frac{\pi\Delta\varrho^2}{4\ln 2}\,\bar{B}_e\,. \qquad (8)$$

Auch für ein Muster mit beliebiger (in den dieser Arbeit zu Grunde liegenden Experimenten mit rechteckförmiger) Leuchtdichtenveränderung läßt sich die Kontrastübertragungsfunktion $h(\lambda_e; \Delta\varrho)$ berechnen, indem man in Gl. (3) die Sinusfunktion durch die entsprechende Fourier-Reihe ersetzt. Mit Hilfe der Kontrastübertragungsfunktion läßt sich der beim Bewegungssehen im perceptiven System wirksam werdende Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ ermitteln, da die in Gl. (7) auftretenden Größen m_a und λ_e experimentell zugänglich sind (s. 3,11).

3. Experimentelle Ergebnisse

3.1 Abhängigkeit der optomotorischen Reaktion von der Grundwellenlänge λ_e des Reizmusters

Mißt man die Abhängigkeit der optomotorischen Reaktion von der Musterwellenlänge λ_e, so läßt sich – entsprechend der Beziehung (2) –

$$R \sim \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda_e},$$

aus den Nulldurchgängen ($R = 0$) dieses Reaktionsterms der Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ entsprechend

$$\lambda_{Nn} = \frac{2}{n} \Delta\varphi \quad \text{mit } n = 1, 2, 3 \ldots \tag{9}$$

ermitteln (Index N für Nullstelle). Wie die Reaktionsgleichung (1)

$$R \sim F(w_a; \lambda_a) \cdot f(m_a; \bar{B}_a) \cdot g(\lambda_e; \Delta\varphi)$$

zeigt, muß man zu diesem Zweck zunächst den Einfluß des Terms $F(w_a; \lambda_a)$ auf die optomotorische Reaktion untersuchen. Der Reaktionsterm $f(m_a; \bar{B}_a)$ ist stets positiv und beeinflußt daher nur den Betrag der Reaktion, nicht aber die Nulldurchgänge, aus deren Lage der Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ bestimmt werden kann.

Nach früheren Untersuchungen von Kunze (1961) an *Apis* und von Götz (1964) an *Drosophila* hängt $F(w_a; \lambda_a)$ vom Quotienten $\frac{w_a}{\lambda_a}$ ab. Obgleich auf Grund geometrischer Interferenz (siehe Hertz, 1934; Hassenstein, 1950; Götz, 1964) bei kleinen Musterwellenlängen $\lambda_e < 2\Delta\varphi$ das Spektrum der räumlichen Wellenlängen langwellige Anteile $\lambda_a > \lambda_e$ enthält, die sich mit der Geschwindigkeit $|w_a| > |w_e|$ bewegen, ist der Quotient $\frac{w_a}{\lambda_a}$ invariant gegenüber Rasterung, d. h. $\frac{w_e}{\lambda_e} = \frac{w_a}{\lambda_a} = \frac{w}{\lambda}$, wie Götz (1964) gezeigt hat. Für *Musca* war die Abhängigkeit der Reaktion von $\frac{w}{\lambda}$ bisher nicht quantitativ nachgewiesen worden. Es wurde daher in einem Vorversuch geprüft, ob die optomotorische Reaktion von *Musca* ebenfalls vom Quotienten $\frac{w}{\lambda}$ abhängt.

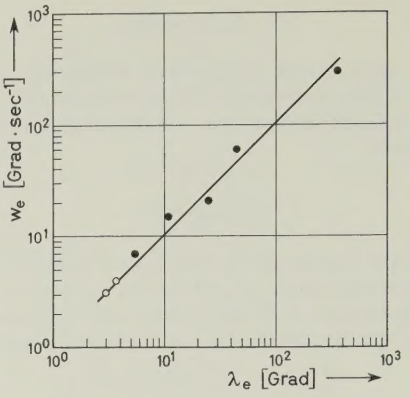

Fig. 4. Diagram showing the relationship between cylinder velocity w_e[degree · sec^{-1}] and optomotor peak response R_{max} for a given spatial wavelength λ_e. Optomotor peak response amplitude as a function of the cylinder velocity for a given spatial wavelength λ_e. Data partially taken from Fermi and Reichardt (1963). Experimental data nicely fit the relationship $\frac{w_e}{\lambda_e} = \frac{w_a}{\lambda_a} = \frac{w}{\lambda}$, also in the region of reverse reactions thus demonstrating the dependence of the optomotor reaction on $\frac{w}{\lambda}$; therefore $R \sim F\left(\frac{w}{\lambda}\right)$

Mißt man die optomotorische Reaktion von *Musca* in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit w_e eines Musters der Grundwellenlänge λ_e und trägt die Reaktionsmaxima in einem $w_e; \lambda_e$-Diagramm auf (Abb. 4), so liegen die Meßpunkte auf einer Geraden mit der Steigung 1. Die Werte sind z. T. der Arbeit Fermi und Reichardt (1963) entnommen. Dies gilt auch im Bereich der Gegenreaktion bei Musterwellenlängen $\lambda_e = 3{,}7°$ und $\lambda_e = 3{,}2°$. Obgleich die Gegenreaktion aber nachweislich von Rasterbildkomponenten hervorgerufen wird, deren Parameter w_a und λ_a wesentlich von den Musterparametern w_e und λ_e abweichen, erweist sich auch für *Musca* die optomotorische Reaktion als *invariant* gegenüber Rasterung. Sie muß daher ebenfalls vom Quotienten $\frac{w}{\lambda}$ abhängen. Somit gilt auch für *Musca:*

$$R \sim F\left(\frac{w}{\lambda}\right). \tag{10}$$

Abb. 5a–g zeigt die Stärke der optomotorischen Reaktionen der Versuchstiere auf die Bewegung von Mustern unterschiedlicher räumlicher Grundwellenlängen λ_e in Abhängigkeit von der mittleren Musterleuchtdichte $\bar{B}_e$. In diesen Experimenten betrug der Kontrast m_e der Reizmuster $0{,}93 \leqq m_e < 1$. Durch

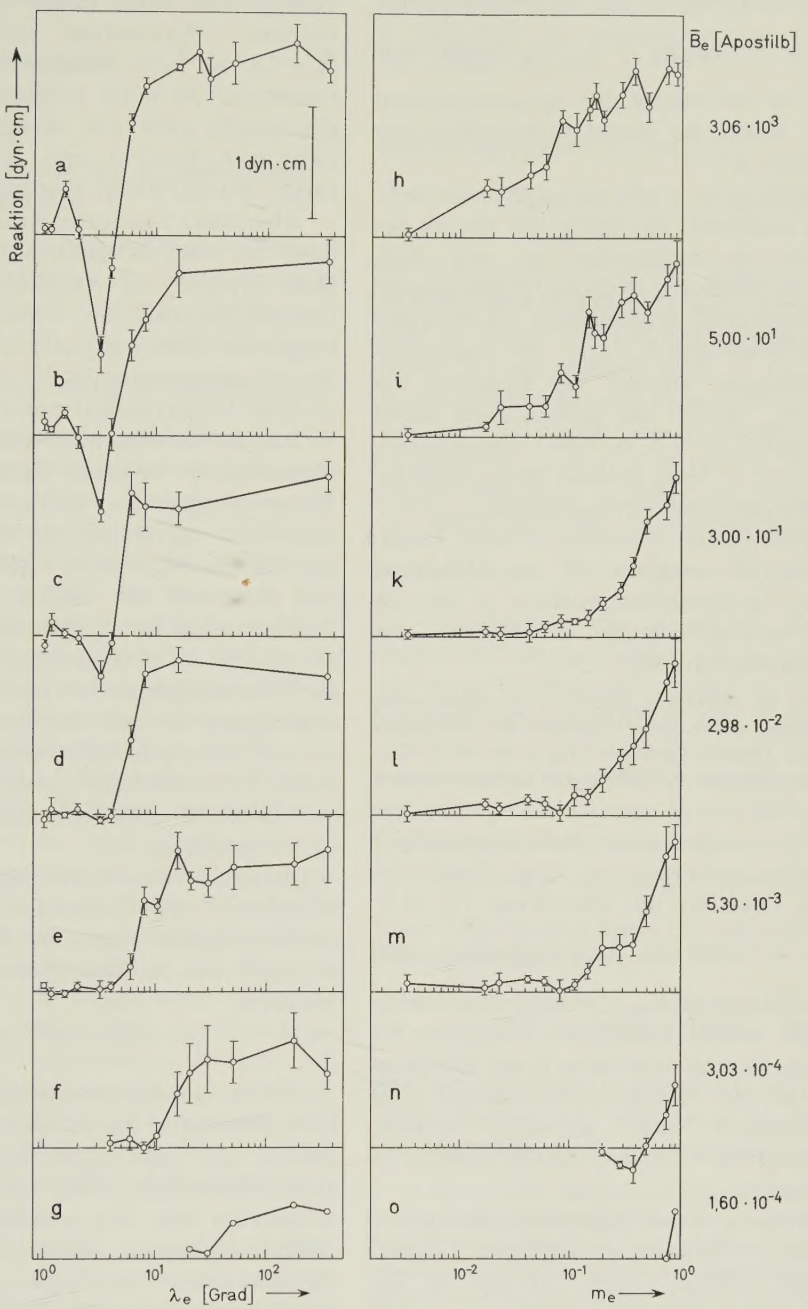

Fig. 5a–g. Optomotor responses R as a function of the pattern wavelength λ_e and the mean pattern brightness $\bar{B}_e$. The pattern contrast m_e as well as the contrast frequency $\frac{w}{\lambda}$ were kept constant being $0.93 \leqq m_e < 1$ and $\frac{w}{\lambda} \cong 1$ Hz respectively. h–o Optomotor responses as a function of the pattern contrast m_e and the mean pattern brightness $\bar{B}_e$. The pattern wavelength amounted to $\lambda_e = 360°$, contrast frequency $\frac{w}{\lambda} \cong 1$ Hz. Optomotor responses obtained for the same mean pattern brightness are shown in neighboured positions. Each point of the curves designates mean of the reactions from 10–19 animals, except for the curves in g and o which were obtained from only one animal. From Fig. 5a–d the physiologically effective divergence angle $\Delta\varphi$ has been derived as $\Delta\varphi = 2.0°$. The minimum acceptance angle $\Delta\varrho$ of a visual receptor field was calculated from the experimental data of the pair of response curves obtained for the same mean pattern brightness (Fig. 6)

entsprechende Variation der Winkelgeschwindigkeit w der Musterzylinder wurde die Kontrastfrequenz konstant gehalten und betrug $\frac{w}{\lambda} \cong 1$ Hz. Dieser Wert wurde gewählt, da die Stärke der optomotorischen Reaktionen von *Musca* bei dieser Kontrastfrequenz maximal ist (s. Abb. 4).

Aus der Abbildung 5a–g geht hervor, daß die Nulldurchgänge der Reaktion, aus denen der Betrag des Divergenzwinkels $\Delta\varphi$ bestimmbar ist, sich nicht verändern. Bei der höchsten, in diesen Experimenten verwendeten Leuchtdichte verschwindet die Reaktion für alle Musterwellenlängen $\lambda_e < 1{,}15°$. Bei zunehmender Musterwellenlänge erreicht die Reaktion ein Maximum bei $\lambda_{\max 2} \cong 1{,}5°$ und schlägt nach einem Nulldurchgang bei $\lambda_{N2} = 2{,}0°$ in eine Gegenreaktion um, die bei $\lambda_{\min 1} \cong 3{,}2°$ ihren größten Betrag erreicht. Nach Durchlaufen eines Nulldurchganges bei $\lambda_{N1} = 4{,}1°$ schlägt die Gegenreaktion wiederum in eine Folgereaktion um, die bei ungefähr 10° ihr Maximum annimmt. Dieses Maximum bleibt auch im Bereich noch größerer Musterwellenlängen erhalten, so daß ein „Reaktionsplateau" entsteht.

Die Bezeichnung der Nullstellen (Index N) und Extremwerte (Index max = Maximum, Index min = Minimum) als 1. Nullstelle (λ_{N1}), 2. Nullstelle (λ_{N2}) bzw. 1. Maximum ($\lambda_{\max 1}$) usf. erfolgt nach der Reihenfolge ihres Auftretens von größeren zu kleineren Musterwellenlängen hin (s. 3,01).

Das in Abb. 5a–g aufgetragene „Reaktionsplateau" würde man zunächst nicht erwarten: Folgt nämlich die optomotorische Reaktion der Beziehung (2), d. h. $R \sim \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda_e}$, so sollte die Reaktionsstärke nach Erreichen eines Maximums ($\lambda_{\max 1} = 4\Delta\varphi$) zu größeren Wellenlängen hin wieder abnehmen, zumindest für Reaktionsbeträge, die sich nicht mehr in der Sättigung befinden (z. B. bei sehr kleinen Leuchtdichten). Dies konnte experimentell nicht gefunden werden (s. Abb. 5f, g). Mögliche Ursachen hierfür werden in Kapitel 4,2 diskutiert.

Die in Abb. 5a–g wiedergegebenen Reaktionsverläufe, die bei stufenweise erniedrigten Leuchtdichten gemessen wurden, zeigen, daß nur die Betragswerte des zweiten Maximums bei $\lambda_{\max 2} \cong 1{,}5°$ (Abb. 5a, b) und des Minimums bei $\lambda_{\min 1} \cong 3{,}2°$ (Abb. 5a–d) gegenüber dem Reaktionsplateau verringert sind. Bei einer Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 3{,}0 \cdot 10^{-1}$ *asb* ist das zweite Maximum bei 1,5° nicht mehr nachweisbar, das Minimum aber noch vorhanden. Bei einer weiteren Verringerung der Leuchtdichte um einen Faktor 10 kann das Minimum gerade noch nachgewiesen werden. Verringert man die Leuchtdichte weiter, so verschiebt sich der Anstieg der Reaktionskurve ($\lambda_e > \lambda_{N1}$) zu längeren Wellenlängen, erreicht aber noch immer den Sättigungswert. Ein weiteres Herabsetzen der Leuchtdichte auf $\bar{B}_e = 3{,}3 \cdot 10^{-4}$ *asb* verschiebt den Anstieg der Reaktionskurve zu noch größeren Wellenlängen, wobei gleichzeitig auch der Sättigungswert der Reaktion nicht mehr erreicht wird. Ein Reaktionsplateau geringen Betrags bleibt aber weiterhin erhalten.

Abbildung 5g zeigt die Reaktion nur eines Versuchstieres bei einer Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 1{,}6 \cdot 10^{-4}$ *asb*. Man erkennt im Vergleich zur nächst höheren Leuchtdichtestufe ein weiteres Abnehmen des Betrages des Reaktionsplateaus und eine Verschiebung des Schwellenwertes für die optomotorische Reaktion zu einer Musterwellenlänge von ca. 30°.

3.1. Bestimmung des Divergenzwinkels $\Delta\varphi$. Die physiologisch wirksame Rasterkonstante des *Musca*-Komplexauges, der mittlere Divergenzwinkel $\overline{\Delta\varphi}$, wurde aus den ersten und zweiten Nulldurchgängen der Reaktionskurven $R \sim g(\lambda_e; \Delta\varphi)$ bestimmt, sofern die Tiere auf ein Muster der Grundwellenlänge $\lambda_e = 3{,}2°$ noch eine Gegenreaktion zeigten. Dies sind die in Abb. 5a–d dargestellten Reaktionskurven. Da die Nulldurchgänge der optomotorischen Reaktionen unabhängig von der mittleren Leuchtdichte sind, ist auch der Divergenzwinkel unabhängig von der Leuchtdichte. Er wurde daher aus allen Nulldurchgängen, die in Abb. 5a–d enthalten sind, als Mittelwert nach Gl. (9) berechnet.

Bezieht man die mittlere quadratische Streuung der Mittelwerte der Meßpunkte, die in der Nähe der Nulldurchgänge liegen, in die Berechnung mit ein, so ergibt sich als *physiologisch wirksamer* Divergenzwinkel

$$\overline{\Delta\varphi} = 2{,}04° \pm 0{,}06° .$$

Dieser im optomotorischen Versuch bestimmte Divergenzwinkel bedarf noch einer Korrektur, da das Sehfeld im Experiment bezüglich der Vertikalen nicht differentiell klein, sondern auf $\vartheta_{\max} = \pm 22{,}5°$ ausgedehnt war. Mit zunehmendem Steigwinkel der „Blick"richtung ϑ wächst aber der Abstand der Streifenmuster vom Auge, so daß die Wellenlänge des Musters und seine Winkelgeschwindigkeit verkleinert werden (der Quotient $\frac{w}{\lambda}$ allerdings bleibt unverändert). Verwendet man an Stelle von λ_e den über die Ommatidiendichte des Auges gemittelten Durchschnittswert der Grundwellenlänge $\bar{\lambda}(\alpha_{\max})$, siehe Götz (1964),

$$\lambda(\vartheta_{\max}) = \frac{\lambda_e}{2}\left(\cos\vartheta_{\max} + \frac{\vartheta_{\max}}{\sin\vartheta_{\max}}\right) \qquad (11)$$

im gesamten gereizten Augenbereich, so ergibt sich für den optomotorisch wirksamen, mittleren Divergenzwinkel

$$\overline{\Delta\varphi} = 2{,}00^\circ \pm 0{,}06^\circ .$$

3.2 Die Kontrastabhängigkeit der optomotorischen Reaktion

Abbildung 5h–o zeigt die Abhängigkeit der Stärke der optomotorischen Reaktionen $R \sim f(m_e)$ vom Musterkontrast m_e und der Leuchtdichte $\overline{B}_e$. Die Musterwellenlänge betrug $\lambda_e = 360^\circ$, die Kontrastfrequenz $\frac{w}{\lambda} \cong 1$ Hz. Diese Reaktionsverläufe werden im folgenden *Kontrastkurven* genannt. Aus Abb. 5h–o ersieht man, daß die optomotorische Reaktion auf variierten Musterkontrast m_e von einem Schwellenwert m^* ungefähr stetig bis zu einem Maximalwert ansteigt.

Bei der niedrigsten der in diesen Versuchen verwendeten Leuchtdichte konnte eine Reaktion nur noch mit einem Kontrast von $m_e = 90{,}6\%$ ausgelöst werden, nicht mehr jedoch mit dem nächst niedrigeren zur Verfügung stehenden Kontrast von $m_e = 74{,}8\%$. Auch diese Werte wurden an nur einem Tier bestimmt.

3.2.1 Bestimmung des Öffnungswinkels $\Delta\varrho$. Wie aus den in Kapitel 3.1 und 3.1.1 besprochenen Experimenten hervorgeht, erreicht die Stärke der optomotorischen Reaktion von *Musca* einen Sättigungswert, der sich im Reaktionsplateau bei großen Musterwellenlängen $\lambda_e > \lambda_{\max 1} = 4\Delta\varphi$ ausdrückt (Abb. 5a–h). Die Bestimmung von Reaktionsparametern muß daher auf einen Bereich beschränkt bleiben, in dem die offensichtlich vorhandene Sättigung noch nicht erreicht ist. Aus diesem Grunde wurde der Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ aus den Schwellenwerten λ^* und m^* (Index * für Schwelle) der optomotorischen Reaktionen für jede mittlere Leuchtdichte $\overline{B}_e$ bestimmt. Mit Schwellenwert wird hierbei der zu einer extrapolierten Schwellenreaktion gehörige Wellenlängen- oder Kontrastwert bezeichnet.

Entsprechend dem Vorgehen von Götz (1964) wurde die Veränderung der Parameter $\overline{B}_e$ und m_e durch die Eigenschaften des receptiven Systems dafür herangezogen, den Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ der Receptoren zu bestimmen: Unterschiedliche Reizgrößen am Eingang des receptiven Systems können bei geeigneter Kombination dennoch gleiche im perceptiven System wirksam werdende Ausgangsgrößen liefern: Im ersten Experiment (Index 1) seien als Eingangsgrößen eine Winkelgeschwindigkeit w_{e1}, ein Modulationsgrad $m_{e1} = 1$ und eine Mustergrundwellenlänge λ_{e1} so vorgegeben, daß auf Grund der Kontrastminderung im receptiven System der übertragene Kontrast m_{a1} gerade einen definierten Schwellenwert m^*_{a1} seiner Wirksamkeit im optomotorischen System erreicht. Für diesen Fall gilt:

$$\lambda_{e1} = \lambda^*$$

und entsprechend Gl. (7) (s. 2,5):

$$m^*_{a1} = h(\lambda^*; \Delta\varrho) = e^{-\frac{\pi^2}{4 \ln 2}\left(\frac{\Delta\varrho}{\lambda^*}\right)^2} .$$

Der Schwellenwert für die Kontrastempfindlichkeit m^*_{a1} der Receptoren läßt sich unabhängig vom 1. Experiment in einem 2. Experiment (Index 2) bestimmen, indem $\lambda_e \gg \Delta\varrho$ gewählt wird, so daß die Kontrastübertragungsfunktion h keinen abschwächenden Einfluß auf die Stärke der Reaktion ausüben kann. Damit ist $h(\lambda_e; \Delta\varrho) = 1$. Dies gilt z. B. für ein Muster der Grundwellenlänge $\lambda_e = 360^\circ$, da dafür sicher $\lambda_e \gg \Delta\varrho$ ist. Wählt man die Versuchsbedingungen so, daß $\overline{B}_{e1} = \overline{B}_{e2}$ und $\frac{w_{e1}}{\lambda_{e1}} = \frac{w_{e2}}{\lambda_{e2}} = \frac{w}{\lambda}$ ist und verkleinert im 2. Experiment den gebotenen Kontrast m_{e2} so lange, bis er bei einem Wert m^*_{e2} die kritische Schwelle m^*_{a2} seiner Wirksamkeit erreicht, so werden durch die Übertragungseigenschaften des receptiven Systems – trotz unterschiedlicher Eingangsgrößen – in beiden Experimenten die gleichen Ausgangsgrößen im perceptiven System wirksam und es gilt:

$$m^*_{a1} = m^*_{a2} = m^*_{e2} = h(\lambda^*; \Delta\varrho) = e^{-\frac{\pi^2}{4 \ln 2}\left(\frac{\Delta\varrho}{\lambda^*}\right)^2} .$$

Nach Umformung dieser Beziehung ergibt sich der Öffnungswinkel zu

$$\Delta\varrho = \frac{2 \cdot \lambda^*}{\pi} \sqrt{-\ln(m^*_{e2}) \cdot \ln(2)} . \qquad (12)$$

Aus der Bestimmungsgleichung (12) läßt sich der Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ berechnen, da die Größen m^*_{e2} und λ^* experimentell gegeben sind.

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß diese Methode der Bestimmung von $\Delta\varrho$ auf der Voraussetzung beruht, daß die räumliche Wellenlänge des Musters keinen Einfluß auf die Messungen der Kontrastabhängigkeit der optomotorischen Reaktion hat und diese nur vom Kontrast abhängt. Würde z. B. bei Reizung mit einem 360°-Muster ein Receptorsystem gereizt werden, das spezifisch nur für lange Musterwellenlängen empfindlich ist, so ist die verwendete Methode zur Bestimmung von $\Delta\varrho$ nur unter der Zusatzvoraussetzung zulässig, daß dieses System die gleiche Kontrastempfindlichkeit wie das mit kleinen Musterwellenlängen gereizte besitzt (s. 4,2).

Der Wert des Schwellenkontrastes $m^*_{e2} = m^*$ wurde mit Hilfe einer Regressionsgeraden aus den Kontrastkurven (Abb. 5h–o) ermittelt, deren Vertrauensgrenzen mit einer Sicherheitsschwelle von $p = 0{,}01$ berechnet

wurden (s. 2,4 Auswertung). Die Schwellenmusterwellenlänge λ^* kann nicht genau aus den Experimenten entnommen werden, da die Nullstellendichte der Reaktion $R \sim g(\lambda_e; \Delta\varphi)$ infolge geometrischer Interferenz mit abnehmender Musterwellenlänge zunimmt. Will man λ^* exakt bestimmen, muß der Einfluß der Interferenzfunktion eliminiert werden, d.h. man muß die gemessene Reaktion durch $g(\lambda_e; \Delta\varphi)$ dividieren. Da im Bereich der Reaktionsnulldurchgänge die Streuungen aber gleich oder sogar größer als die Mittelwerte sind und die Interferenzfunktion in diesem Bereich sehr kleine Werte annimmt, sind die korrigierten Werte auf Grund ihrer großen Schwankungen zu ungenau, als daß man aus ihnen λ^* bestimmen könnte. Es läßt sich daher nur ein λ^* Bereich angeben, in dem die Reaktion verschwindet.

So ist z. B. bei $\overline{B}_e = 3{,}1 \cdot 10^{+3}$ asb die Reaktion auf ein 1,5°-Muster noch positiv, auf ein 1,15°-Muster aber nicht mehr meßbar. Wie sich aber aus der Interferenzfunktion berechnen läßt, sollte bei 1,17° ein Minimum liegen. Die Reaktion dürfte somit im Bereich zwischen dem Minimum bei 1,17° und der Nullstelle $\lambda_{N3} = 1{,}36°$ zusammenbrechen. Daß dies nicht erst im Bereich zwischen Nullstelle λ_{N3} und dem Maximum bei 1,5° geschieht, geht daraus hervor, daß auch bei der nächst niedrigeren Leuchtdichte von $\overline{B}_e = 5{,}0 \cdot 10^{+1}$ asb das Reaktionsmaximum nur vermindert jedoch noch nicht verschwunden ist.

Aus den Schwellenwerten m^* und λ^* lassen sich allerdings nur die *kleinsten*, im perceptiven System wirksam werdenden Öffnungswinkel bestimmen: von allen im gereizten Augenbereich liegenden Receptoren werden diejenigen den Kontrast m_e eines gebotenen Musters am wenigsten reduzieren, deren Öffnungswinkel $\Delta\varrho = \Delta\varrho_{\min}$ am kleinsten sind. Receptoren, deren Öffnungswinkel größer als $\Delta\varrho_{\min}$ sind, vermindern den am Eingang des receptiven Systems gebotenen Kontrast m_e zu $m_a < m^*$, und damit unter den Schwellenwert seiner Wirksamkeit im perceptiven System.

Abbildung 6 gibt die Abhängigkeit des Öffnungswinkels $\Delta\varrho_{\min}$ von der mittleren Leuchtdichte $\overline{B}_e$ des Reizmusters wieder: Bei hohen Leuchtdichten findet man einen kleinen $\Delta\varrho$-Wert von $\Delta\varrho \cong 1{,}7°$, der über 4 Zehnerpotenzen annähernd konstant ist (von $\overline{B}_e = 3{,}1 \cdot 10^{+3}$ asb bis $\overline{B}_e = 1{,}0 \cdot 10^{-1}$ asb). Wird jedoch die Leuchtdichte von $\overline{B}_e = 10^{-1}$ asb auf $\overline{B}_e = 10^{-2}$ asb verringert, steigt der Öffnungswinkel auf etwa das Doppelte $\Delta\varrho \cong 3{,}6°$ an. Erniedrigt man die Leuchtdichte weiterhin um ungefähr 2 Zehnerpotenzen, erreicht der Öffnungswinkel schließlich einen Wert von $\Delta\varrho \cong 4{,}1°$; bei der niedrigsten in diesen Experimenten verwandten Leuchtdichte von $\overline{B}_e = 1{,}6 \cdot 10^{-4}$ asb an der Schwelle der Messbarkeit optomotorischer Reaktionen ergibt sich aus einem Schwellenkontrast von

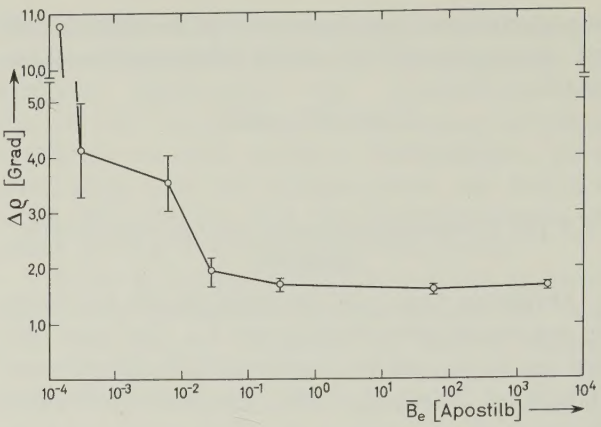

Fig. 6. Dependence of the acceptance angle $\Delta\varrho$ on the mean pattern brightness $\overline{B}_e$

$m^* = 0{,}75$ und einer Schwellenwellenlänge $\lambda^* = 30°$ ein Öffnungswinkel von $\Delta\varrho_{\min} \cong 11°$. Inwiefern die Veränderung des Öffnungswinkels $\Delta\varrho$ die sich verändernde Lichtempfindlichkeits-Verteilungsfunktion *eines* Receptortyps wiedergibt oder diejenige von *verschiedenen* Receptoren, wird in Kapitel 4,1 besprochen.

Diskussion

4.0 Vergleich zwischen dem im optomotorischen Experiment bestimmten und dem mittels optischer Methoden gemessenen Divergenzwinkel $\Delta\varphi$

Da im *Musca*-Komplexauge Ommatidiendurchmesser und Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ variieren, ist die Frage zu klären, welchem anatomischen Wert der im optomotorischen Experiment bestimmte mittlere Divergenzwinkel $\overline{\Delta\varphi} = 2{,}00° \pm 0{,}06°$ zuzuordnen ist.

Bestimmt man den Divergenzwinkel zwischen benachbarten Ommatidien aus der Verschiebung der Pseudopupille, Kirschfeld (1965); Braitenberg u. Burkhardt (1970), so ergibt sich im Bereich des Augenäquators ein arithmetisches Mittel von $\overline{\Delta\varphi}$ (optisch) $= 5.10° \pm 0.35°$ (s. Abb. 7a, ausgezogene Kurve). Die hier genannte Pseudopupille entspricht der *„reduzierten Cornea-Pseudopupille"* nach Franceschini u. Kirschfeld (1971). Sie kann in der Ebene der Cornea unter Verwendung einer sehr kleinen Apertur des Mikroskopobjektivs beobachtet werden, sobald die optischen Achsen des Mikroskops und der Rhabdomere zusammenfallen.

Da es sich bei den in Abb. 7a an *Musca* – durch Messung der Verschiebung der Pseudopupille – gewonnenen Meßwerten um eine Einzelmessung handelt, fehlt eine Angabe der Streuung. Diese kann jedoch einer gleichartigen Bestimmung von Kirschfeld

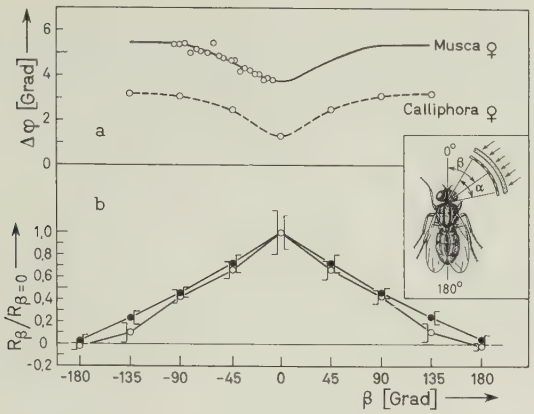

Fig. 7. *a* Variation of interommatidial angle $\Delta\varphi$ in dependence on the eye region as measured by means of the shift of the *reduced corneal pseudopupil* [Franceschini and Kirschfeld (1971)] in the equatorial region of the eye of the housefly *Musca* [continuous curve; after Braitenberg und Burkhardt (1970) unpublished results]. $\Delta\varphi$ increase from frontal ($\beta = 0°$) to caudal ($\beta = 180°$). The dotted curve shows the corresponding values of $\Delta\varphi$ for the blowfly *Calliphora* (after Washizu, Burkhardt und Streck, 1964). *b* Normalized optomotor reaction $R_\beta/R_{\beta=0}$ elicited by moving stripe patterns of $\lambda_{e1} = 10{,}6°$ and $m_{e1} = 0{,}90$ (open circles) and $\lambda_{e2} = 21{,}2°$ and $m_{e2} = 0{,}16$ (filled circles respectively. Vertical bars show the standard deviation of the mean. The mean pattern brightness was adjusted for both patterns to elicit torque reactions below the saturated reaction strength. Parameter of the reaction is the stimulated eye region referred to by the angle β as indicated in the inset. The stimulating patterns were produced by metallic precision cylinders rotating between an illuminated surface and the flies eye. The patterns were exposed to the fly through a mask with a circular opening which subtended $\alpha = 45°$ at the fly (see inset)

(1965) entnommen werden, die im vorderen Augenbereich durchgeführt wurde. Hier beträge $\sigma_M = \pm 6{,}8\,\%$, wobei σ_M die Streuung des Mittelwertes angibt.

Wie man sieht, unterscheidet sich der aus der Verschiebung der Pseudopupille gewonnene Divergenzwinkel um mehr als einen Faktor zwei vom optomotorisch bestimmten Wert. Es liegt daher nahe anzunehmen, daß der im optomotorischen Experiment bestimmte mittlere Divergenzwinkel nicht den Winkeln zwischen den optischen Achsen der auf einer Reihe liegenden, benachbarten Ommatidien zuzuschreiben ist, sondern denen entspricht, die sich zwischen benachbarten Ommatidien ergeben, die in übereinanderliegenden Reihen „auf Lücke" angeordnet sind. Der auf optischem Wege bestimmte Wert verringert sich damit auf $\frac{1}{2}\overline{\Delta\varphi}(\text{optisch}) = 2{,}55° \pm 0{,}18°$ und stimmt zumindest wesentlich besser mit dem optomotorisch gemessenen überein, wenn auch immer noch eine Abweichung von ca. 25% vorliegt.

Der bisher unternommene Vergleich zwischen den auf optischem und den im Verhaltensexperiment ermittelten Werten von $\overline{\Delta\varphi}$ geht von den Voraussetzungen aus, daß 1. die Stärke der optomotorischen Reaktionen unabhängig vom Augenbereich ist und 2. daß sich die in verschiedenen Augenbereichen ausgelösten Reaktionsanteile linear addieren. Messungen, die nachstehend beschrieben werden, zeigen jedoch, daß die erste Annahme nicht zutreffend ist. Dies hat zur Konsequenz, daß bei der Bestimmung von $\overline{\Delta\varphi}$ (optisch) durch Mittelwertsbildung ein vom Augenbereich abhängiger Gewichtsfaktor zu berücksichtigen ist. Dieser Gewichtsfaktor G wurde auf folgende Weise ermittelt: Ein Drehzylinder mit einer Musterwellenlänge von $\lambda_{e1} = 10{,}6°$ rotierte vor einer kreisförmigen Leuchtfläche, die dem Fliegenauge unter einem Winkel von $\alpha \cong 40°$ erschien. Das Muster besaß einen Kontrast von $m_{e1} = 0{,}93$; die Kontrastfrequenz betrug $\frac{w}{\lambda} \cong 1$ Hz. Die Leuchtdichte des Musters wurde so eingestellt, daß die unter diesen Bedingungen ausgelöste Maximalreaktion unterhalb der Sättigung lag. Durch Drehen der Fliege um einen Winkel β (siehe Einschaltfigur der Abb. 7) wurden Augenbereiche gereizt, die in horizontaler Richtung gegeneinander verschoben waren. Die an einzelnen Fliegen gemessenen Reaktionsverläufe wurden gemittelt und auf $R_\beta = 100\,\%$ normiert.

Abbildung 7b enthält die Abhängigkeit der Stärke der optomotorischen Reaktion $R_\beta/R_{\beta=0}$ vom Winkel β für ein 10,6°-Muster (○). Die relative Reaktionsstärke nimmt von frontal nach caudal ab. Da dieses Experiment bei niedriger Leuchtdichte $\overline{B}_e$ und hohem Kontrast durchgeführt wurde, muß allerdings untersucht werden, ob bei niedrigem Kontrast und hoher Leuchtdichte die gleiche Abhängigkeit vorliegt. Es wurde daher in einem weiteren Experiment mit einem Kontrastwert von $m_e = 0{,}16$ die relative Reaktionsstärke ermittelt (●). (Auf Grund technischer Schwierigkeiten wurde eine andere Musterwellenlänge $\lambda_{e2} = 21{,}2°$ als im 1. Experiment verwendet.) Auch in diesem Experiment wurde die Leuchtdichte so gewählt, daß die maximal ausgelöste Reaktionsstärke kleiner als der Sättigungswert der Reaktionsstärke war. Aus Abb. 7b erkennt man, daß beide Reaktionsverläufe sich decken und somit der Musterkontrast und die Leuchtdichte anscheinend keinen Einfluß auf die Form der gemessenen Abhängigkeit ausüben.

Berücksichtigt man, daß sich die Reaktionsstärke der optomotorisch gemessenen Gesamtreaktion additiv aus den in einzelnen Augenbereichen gemessenen Teilreaktionen zusammensetzt (siehe Götz, 1964; McCann u. Mac Ginitie, 1965; Bishop, Keehn u. McCann, 1968), so lassen sich die relativen Reaktionsstärken in den gemessenen Augenbereichen als Gewichtsfaktoren den in diesen Augenbereichen optisch

gemessen Divergenzwinkeln $\Delta\varphi_\beta$ bei der Mittelwertsbildung zuordnen. Damit ergibt sich

$$\overline{\Delta\varphi}(\text{optisch}) = \frac{\sum_\beta G_\beta \Delta\varphi_\beta}{\sum_\beta G_\beta} \quad \text{mit} \quad G_\beta = \frac{R_\beta}{R_{\beta=0}}$$

und

$$\tfrac{1}{2}\overline{\Delta\varphi}(\text{optisch}) = 2{,}18^\circ \pm 0{,}38^\circ .$$

Der quantitative Wert von $\frac{1}{2}\overline{\Delta\varphi}$(optisch) unterscheidet sich im T-Test (s. 2,4) nicht signifikant von $\overline{\Delta\varphi}$(optomotorisch) $= 2{,}00^\circ \pm 0{,}06^\circ$ ($p = 0{,}59$). Der in dieser Weise berechnete und der experimentell bestimmte Wert von $\overline{\Delta\varphi}$ stimmt daher innerhalb der Fehlergrenzen miteinander überein. Im perceptiven System der Fliege *Musca* wird somit nicht der Divergenzwinkel zwischen den optischen Achsen der auf einer Reihe – Z-Achse in der Nomenklatur von Braitenberg (1967) – benachbart liegenden Ommatidien wirksam, sondern der zwischen Ommatidien, die in benachbarten Reihen "auf Lücke" angeordnet sind.

4.1 Veränderung des Öffnungswinkels $\Delta\varrho$ in Abhängigkeit von der mittleren Musterleuchtdichte

Wie aus Abb. 6 hervorgeht, hängt der optomotorisch bestimmte Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ von der mittleren Musterleuchtdichte ab (s. 3,11). Dies hatten auch schon frühere Untersuchungen ergeben: Vowles (1966) gibt für das helladaptierte Auge einen Wert von $\Delta\varrho = 3{,}2^\circ$, für das dunkeladaptierte Auge einen Wert von $\Delta\varrho = 8{,}5^\circ$ an. Kirschfeld (1965) findet für das dunkeladaptierte Auge $\Delta\varrho = 7{,}5^\circ$ (5–10°). Alle Werte, wenn sie auch im einzelnen voneinander abweichen, zeigen deutlich, daß bei optomotorisch wirksamen Divergenzwinkeln von $\Delta\varphi = 2$–3° eine erhebliche Überlappung der Sehfelder zu erwarten ist.

Aufgrund dieser stark variierenden Angaben bestimmte Scholes (1969) elektrophysiologisch erneut die Öffnungswinkel einzelner Receptorzellen des *Musca*-Komplexauges (diese Messungen wurden im frontalen Augenbereich durchgeführt). Er konnte zeigen, daß die Öffnungswinkel einzelner Retinulazellen Nr. 1 bis 6 einen konstanten Wert von $\Delta\varrho = 2{,}5^\circ$ besitzen, der *unabhängig* von der Intensität der Reizlichter ist. Diese Experimente wurden im Bereich von 10^{-4} bis 10^{-1} Lux durchgeführt; siehe auch Zettler u. Järvilehto (1972); Järvilehto u. Zettler (1973).

Die auch von McCann u. MacGinitie (1965) aufgrund optomotorischer Experimente angegebene Veränderung des Öffnungswinkels als Funktion der mittleren Umweltleuchtdichte kann somit wahrscheinlich nicht als eine Veränderung des Öffnungswinkels der Retinulazellen Nr. 1 bis 6 interpretiert werden. Da im *Musca*-Auge zwei anatomisch unterscheidbare Receptortypen, die Receptoren Nr. 1 bis 6 und die Receptoren Nr. 7 und 8, vorhanden sind, ließen die o. g. Befunde die Vermutung aufkommen, daß die Änderung von $\Delta\varrho$ mit den beiden Rhabdomertypen korreliert werden kann.

Wie aus licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen bekannt ist, besitzen die Rhabdomere Nr. 1 bis 6 einen ungefähr doppelt so großen Durchmesser (im distalen, der Lichteintrittsrichtung zugewandten Bereich) wie die Rhabdomere Nr. 7 und 8; (Kirschfeld u. Franceschini, 1968; Kirschfeld, 1969b; Boschek, 1971). Man würde daher erwarten, daß sie – bei gleicher Photopigmentdichte – lichtempfindlicher als die Rhabdomere Nr. 7 und 8 sind. Bei sehr niedrigen Leuchtdichten würden dann nur die Sinneszellen Nr. 1 bis 6 überschwellig erregt werden, so daß der bei diesen Leuchtdichten gemessene große Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 3{,}6^\circ$–$4{,}1^\circ$ den Receptoren Nr. 1 bis 6 zuzuordnen wäre. Die Verkleinerung des $\Delta\varrho$-Wertes von ungefähr 4° auf 1,7° im Übergangsbereich zwischen $\bar{B}_e = 5 \cdot 10^{-3}$ asb und $\bar{B}_e = 3 \cdot 10^{-2}$ asb gäbe somit den Bereich an, in dem sich ein weiterer Receptortyp mit einem kleineren Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 1{,}7^\circ$ an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion beteiligt. Dies wären der Erwartung nach (Kirschfeld und Franceschini, 1968) die Receptoren vom Typ Nr. 7 und 8.

Hieraus kann nicht geschlossen werden, daß die Receptoren Nr. 1 bis 6 bei Leuchtdichten über $3 \cdot 10^{-2}$ asb abgeschaltet sind, da die zur Bestimmung des Öffnungswinkels verwandte Methode bedingt, daß nur die kleinsten im perceptiven System der Fliege wirksam werdenden Öffnungswinkel erfaßt werden (s. 3,10).

Außer den elektrophysiologischen Befunden von Scholes (1969) wird die hier gegebene Interpretation noch durch weitere Befunde gestützt. Aufgrund der anatomischen Unterschiede zwischen beiden Receptortypen läßt sich eine Abschätzung der Quantenabsorptionsraten in den verschiedenen Rhabdomeren durchführen. Der berechnete Unterschied in der absoluten Lichtempfindlichkeit beider Receptortypen läßt sich dann mit den experimentellen Befunden der vorliegenden Arbeit vergleichen.

Diese Abschätzung erfordert jedoch eine Reihe von Annahmen:

1. Die Zahl der Photopigmentmoleküle pro Volumeneinheit sei in beiden Receptortypen gleich und die Pigmentverteilung im gesamten Rhabdomer homogen.

2. Die Absorptionskoeffizienten für beide Receptortypen im Maximum ihrer spektralen Empfindlichkeit (sichtbarer Bereich) unterscheiden sich nicht.

3. Es findet keine Interaktion zwischen den Photopigmentmolekülen statt. Diese Vorstellung ist dadurch gerechtfertigt, daß bei einer Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 10^{-2}$ asb nur etwa $0{,}1\,^0/_{00}$ der

Photopigmentmoleküle im gebleichten Zustand vorliegen (siehe Reichardt, Braitenberg u. Weidel, 1968). Der hier angegebene Wert von $0{,}1\,^0/_{00}$ setzt voraus, daß das Photopigment ein Rhodopsin ist; (siehe z. B. Briggs, 1961; Autrum u. v. Zwehl, 1964; Langer, 1966; Kirschfeld, 1969a).

Der Unterschied in der Lichtempfindlichkeit beider Receptortypen, der Rhabdomere Nr. 1 bis 6 einerseits und der Rhabdomere Nr. 7 und 8 andererseits, hängt vom Verhältnis der in beiden Rhabdomertypen absorbierten Lichtflüsse ab. Unter den oben angeführten Annahmen gilt für die Absorption in einem Rhabdomer das Lambert-Beer'sche Absorptionsgesetz:

$$\Phi_a = \Phi_0(1 - e^{-\alpha l}) \tag{13}$$

Hierin bezeichnet Φ_0 den am distalen Ende des Rhabdomers eintretenden Lichtfluß, Φ_a den im Rhabdomer absorbierten Lichtfluß, α den Absorptionskoeffizienten und l die Länge des Rhabdomers. Der in einem Rhabdomer absorbierte Lichtfluß Φ_a hängt somit sowohl von dem in das Rhabdomer eintretenden Lichtfluß Φ_0 als auch von der Länge des Rhabdomers ab.

Der in ein Rhabdomer eintretende Lichtfluß Φ_0 ist nach Gl. (6) proportional zum Quadrat des Öffnungswinkels $\Delta\varrho$ (Götz, 1964). Mit Hilfe optischer Methoden wurden die Öffnungswinkel beider Receptortypen zu $\Delta\varrho \approx 3°$ bzw. $\Delta\varrho = 1{,}5°$ ermittelt (Kirschfeld u. Franceschini, 1968; Kirschfeld, 1971). Der in ein Rhabdomer vom Typ Nr. 1 bis 6 eintretende Lichtfluß sollte somit ca. 4mal so groß wie der in ein Rhabdomer vom Typ Nr. 7 und 8 eintretende sein, zumindest, solange die Lichtverluste aus den total reflektierenden Grenzflächen vernachlässigt werden können. Dies gilt sicher im Leuchtdichtenbereich $\bar{B}_e < 1$ asb, da hier die in den Retinulazellen vorhandenen Pigmentgranula nicht an den Rhabdomeren anliegen und daher keinen Einfluß auf die Lichtabsorption im Rhabdomer nehmen (Kirschfeld u. Franceschini, 1969; Franceschini, 1971).

Der aus der unterschiedlichen Länge der Rhabdomere Nr. 1 bis 6 (Index 1–6) einerseits und der Rhabdomere Nr. 7 bzw. 8 (Index 7 bzw. 8) andererseits resultierende Unterschied in der Quantenabsorptionsrate ergibt sich zu 1.4, wenn man für den Absorptionskoeffizienten den Wert $\alpha = 5 \cdot 10^{-3}\,\mu^{-1}$ (Kirschfeld, 1969a), und für die Länge l der Rhabdomere die Werte $l_{1-6} = 120\,\mu$ bzw. $l_7 = 80\,\mu$ einsetzt (l_7 besitzt stets 2/3 der Länge von l_{1-6} unabhängig von der absoluten Länge der Rhabdomere. l_{1-6} variiert bei *Musca* zwischen 100 μ und 200 μ (Boschek, 1971). Für $l_{1-6} = 200\,\mu$ und $l_7 = 140\,\mu$ ergibt sich für die Absorptionsraten ein Verhältnis von 1,2. Bei diesen Überlegungen wurde angenommen, daß die von den Sinneszellen Nr. 7 und 8 ausgehenden Signale getrennt verrechnet werden. Bei gemeinsamer additiver Verrechnung hingegen, die nicht ausgeschlossen werden kann, dürfte der Längenunterschied der Rhabdomere Nr. 7 gegenüber den Rhabdomeren Nr. 1 bis 6 bei dieser Abschätzung nicht berücksichtigt werden, da die Rhabdomere 7 und 8 zusammen die gleiche Länge wie die Rhabdomere Nr. 1 bis 6 besitzen. Für diesen Fall ergäbe sich Eins für das Verhältnis der Quantenabsorptionsraten. Berücksichtigt man fernerhin noch, daß auch die Bestimmung des Absorptionskoeffizienten α mit einigen Unsicherheitsfaktoren behaftet ist, (Kirschfeld, 1969a), so liegt die Unsicherheit in der Abschätzung des aus den Längenunterschieden beider Rhabdomertypen resultierenden Verhältnisses der Absorptionsraten zwischen 1 und 2. Man würde also erwarten, daß in einer Sinneszelle des Typs Nr. 1 bis 6 insgesamt $4(1–2) = 4–8$ mal mehr Quanten pro Zeiteinheit absorbiert werden als in einer Sinneszelle Nr. 7 bzw. Nr. 7 und 8 zusammen.

Hiermit läßt sich der Unterschied in der absoluten Lichtempfindlichkeit zwischen beiden Receptor*systemen* abschätzen, wenn man berücksichtigt, daß in einer Cartridge der Lamina ganglionaris 6 Axone der Sinneszellen Nr. 1 bis 6 konvergieren, deren Rhabdomere parallel verlaufende optische Achsen besitzen und daher Licht vom gleichen Umweltpunkt empfangen (Braitenberg, 1967; Kirschfeld, 1967). Die Verrechnung der Receptorsignale in der Cartridge erfolgt additiv (Scholes, 1669; Kirschfeld, 1971), so daß sich die absolute Lichtempfindlichkeit des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 im Hinblick auf das Receptorsystem Nr. 7 und 8 um einen weiteren Faktor 6 erhöht. Die Empfindlichkeiten beider *Systeme* sollten sich daher um einen Faktor $6 \cdot (4 - 8) = 24 - 48$ unterscheiden.

Der hier postulierte Unterschied in der Quantenabsorptionsrate läßt sich nur dann experimentell ermitteln, wenn es gelingt, die beiden Receptorsysteme spezifisch zu reizen, d.h. funktionell voneinander zu trennen. Da, wie wir gesehen haben, zu erwarten ist, daß die Receptoren Nr. 1 bis 6 wesentlich lichtempfindlicher sind als die Receptoren Nr. 7 und 8, sollte bei sehr niedrigen Leuchtdichten an der Schwelle optomotorischer Reaktionen bei Reizung mit einem langwelligen Muster die Reaktion nur vom Receptorsystem Nr. 1 bis 6 ausgelöst werden (Kirschfeld u. Franceschini, 1968; Kirschfeld u. Reichardt, 1970; Eckert, 1971; Kirschfeld, 1971). Unter diesen Bedingungen würde das Receptorsystem Nr. 7 und 8 nicht überschwellig erregt werden. Es sollte dagegen spezifisch gereizt werden, wenn man eine kleine

räumliche Wellenlänge (im Experiment 3,2°) zur Reizgebung verwendet, weil es auf Grund seines kleineren Öffnungswinkels eine wesentlich bessere Kontrastübertragung als das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 besitzt. Unter diesen für das Receptorsystem Nr. 7 und 8 spezifischen Reizbedingungen sollte die Modulation des Lichtflusses in den Receptoren Nr. 1 bis 6 bereits unter die Schwelle der optomotorischen Reizwirksamkeit gesunken sein: Ordnet man den Receptoren Nr. 1 bis 6 den optomotorisch ermittelten Öffnungswinkel von $\Delta\varrho \geqq 3{,}6°$ zu, so ist für einen *Eingangs*kontrast von $m_e = 1{,}0$ für ein Muster der Grundwellenlänge von $\lambda_e = 3{,}2°$ der *übertragene* Kontrast m_a bereits auf $m_a \leqq 0{,}01$ abgesunken. Für diesen Kontrastwert m_a müßte die Leuchtdichte aber bereits auf etwa 100 Apostilb angehoben werden, um ein Überschreiten der Reaktionsschwelle zu gewährleisten (siehe Abb. 5h, i; siehe auch Eckert u. Reichardt, 1974). Somit sollte unter den genannten Bedingungen ausschließlich das Receptorsystem Nr. 7 und 8 einen Bewegungsreiz perzipieren können.

Bei diesern Überlegungen ist angenommen, daß die räumliche Wellenlänge des Musters keinen oder zumindest keinen wesentlichen Einfluß auf die Messungen der Abhängigkeit der optomotorischen Reaktion vom Kontrast hat. Gäbe es nämlich Receptorsysteme, die spezifisch auf bestimmte räumliche Wellenlängen ansprechen, wie es z. B. für die Wirbeltierretina diskutiert wird (siehe z. B. Campbell, 1969), so könnte die Messung der Kontrastabhängigkeit der optomotorischen Reaktion mit einer Musterwellenlänge von $\lambda_e = 360°$ (Abb. 5h–o) einen anderen Verlauf zeigen als bei Messung mit einer kleinen räumlichen Wellenlänge $\lambda_e \leqq 8°$.

Für sehr kleine Kontrastwerte wiederum wäre nicht unbedingt ein großer Unterschied in der Kontrastempfindlichkeit zu erwarten: Nimmt man an, daß z. B. der in Abb. 5h gezeigte Zusammenhang zwischen optomotorischer Reaktion und Musterkontrast (gemessen mit einem 360°-Muster) die Kontrastempfindlichkeit eines spezifisch auf lange räumliche Wellenlängen ansprechenden Receptorsystems wiedergibt, so ergäbe sich ein Schwellenkontrast m^* (das ist der einer extrapolierten Schwellenreaktion zugeordnete Kontrastwert; Index * für Schwelle) von $m^* = 0{,}003$. Wird die Reaktion bei sehr kleinen räumlichen Wellenlängen von einem anderen Receptorsystem ausgelöst, dem der Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 1{,}7°$ zugeordnet werden kann, so läßt sich der *übertragene* Kontrast bei den experimentell bestimmten Reaktionsstärken auf ein 1,5°- bzw. ein 3,2°-Muster (Abb. 5a) mittels Beziehung (7) berechnen. Unter Elimination des Einflusses des Interferenzgliedes $g(\lambda_e; \Delta\varphi)$ auf den Betrag der Reaktion, läßt sich aus diesen Kontrastwerten ein Schwellenkontrast von $m^* = 0{,}004$ ermitteln, der innerhalb der Fehlergrenzen gut mit dem Schwellenkontrastwert $m^* = 0{,}003$ übereinstimmt, der aus den Messungen mit einem 360°-Muster extrapoliert wurde. Man darf daher mit einer gewissen Vorsicht die mit einer Musterwellenlänge $\lambda_e = 360°$ gemessene Kontrastabhängigkeit auch auf den Bereich kleiner Musterwellenlängen anwenden.

Bei gleichem, im Verrechnungssystem der Fliege wirksam werdenden Kontrast m_a und gleicher Kontrastfrequenz lassen sich unter den angegebenen Bedingungen die Reaktionsstärken, die von den beiden Receptorsystemen (Nr. 1 bis 6 einerseits und Nr. 7 und 8 andererseits) ausgelöst werden, durch Variation der Musterleuchtdichten abgleichen. Hierbei ist vorausgesetzt, daß das Signal zu Rausch Verhältnis in beiden Sinneszelltypen ungefähr gleich ist und auch in den nachgeschalteten nervösen Instanzen vergleichbar bewertet wird. Das Verhältnis der beiden Leuchtdichten, mit denen eine Standardreaktion ausgelöst wird, würde dann den Unterschied in der absoluten Lichtempfindlichkeit beider Receptorsysteme wiedergeben.

Als Standardreaktion wurde die extrapolierte Schwellenreaktion gewählt. Die dazugehörige Leuchtdichte sei mit Schwellenleuchtdichte $\bar{B}^*$ bezeichnet (Index * steht für Schwelle). Das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 (Index D) wurde mit einem Muster der Grundwellenlänge $\lambda = 8°$ ($\lambda_{\max 1} = 4\Delta\varphi$) gereizt, da entsprechend der Theorie für das Bewegungssehen der Insekten (s. 2,5) bei dieser Wellenlänge das Maximum der optomotorischen Reaktion zu erwarten ist. Bei dieser räumlichen Wellenlänge ist der nach Beziehung (7) berechnete, übertragene Kontrast im Receptorsystem Nr. 1 bis 6 auf $m_a = 0{,}60$ reduziert. Die Schwellenleuchtdichte $\bar{B}_D^*$ läßt sich aber aus den vorliegenden Experimenten nicht genau bestimmen, da der von der Theorie geforderte Abfall der Reaktion bei langen Musterwellenlängen offensichtlich durch einen Reaktionsmechanismus verdeckt wird, der diesen Abfall kompensiert (s. 4,2). Da bei einer Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 3 \cdot 10^{-4}$ asb die optomotorische Reaktion des Tieres auf ein Muster der Grundwellenlänge $\lambda = 8°$ aber bereits verschwindet, kann die Schwellenleuchtdichte $\bar{B}_D^*$ des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 nicht kleiner als $3 \cdot 10^{-4}$ asb sein und es gilt:

$$\bar{B}_D^* \geqq 3 \cdot 10^{-4} \text{ asb}$$

Für das Receptorsystem Nr. 7 und 8 (Index H) würde man dann unter gleichen Reizbedingungen eine Schwellenleuchtdichte von

$$\bar{B}_H^* = (24 - 48) \cdot \bar{B}_D^* \quad \text{bzw.}$$

$$\bar{B}_H^* \geqq 7 \cdot 10^{-3} \text{ asb}$$

erwarten. Die Schwellenleuchtdichte $\bar{B}_H^*$ wurde experimentell aus der Reaktion des Tieres auf ein 3,2°-Muster ermittelt. Trägt man die Stärke der optomotorischen Reaktion auf ein Muster dieser Grundwellenlänge in Abhängigkeit von der Leuchtdichte auf, so kann hieraus der Reaktionsschwellenwert und die zugehörige Schwellenleuchtdichte mit Hilfe einer Regressionsgeraden (s. 2,4) bestimmt werden (Abb. 8, ausgezogene Kurve). Es muß allerdings noch berücksichtigt werden, daß unter diesen Versuchsbedingungen der im Receptorsystem Nr. 7 und 8 übertragene Kontrast ($m_a = 0{,}48$) etwas niedriger als

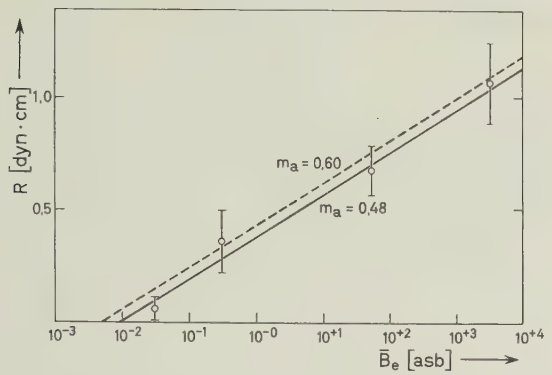

Fig. 8. Optomotor reaction R as a function of the mean pattern brightness $\bar{B}_e$. The reaction was elicited with a pattern wavelength of 3,2°. This corresponds to a transferred contrast of $m_a = 0{,}48$ for a receptor with an acceptance angle of $\Delta\varrho = 1{,}7°$ correspondent to receptors 7 and 8. Experimental data are shown as circles, standard deviation of the mean is indicated by vertical bars. By applying the method of the least squares one obtains the continuous curve. For a contrast of $m_a = 0{,}60$ this curve is shifted to the dotted line as can be estimated from the contrast-dependent reaction shown in Fig. 5h–l. $\bar{B}^*_{7+8}$: brightness threshold of the receptorsystem 7 and 8 under the named conditions (details see text)

der bei einem Reizmuster von $\lambda = 8°$ im Receptorsystem Nr. 1 bis 6 übertragene Kontrast ($m_a = 0{,}60$) ist. Aus Abb. 5h–l läßt sich aber unter den oben diskutierten Annahmen abschätzen, um wieviel stärker die Reaktion auf einen Kontrast von $m_a = 0{,}60$ als auf einen solchen von $m_a = 0.48$ ist (Abb. 8, gestrichelte Kurve). Berücksichtigt man diese Differenz, so ergibt sich die Schwellenleuchtdichte des Receptorsystems Nr. 7 und 8 zu

$$\bar{B}^*_H \approx 5 \cdot 10^{-3} \text{ asb}.$$

Die berechnete ($\bar{B}^*_H \geqq 7 \cdot 10^{-3}$ asb) und die experimentell ermittelte Leuchtdichtenschwelle $\bar{B}^*_H = 5 \cdot 10^{-3}$ asb des Receptorsystems Nr. 7 und 8 stimmen somit recht gut überein und stützen hierdurch die Hypothese, daß die großen Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 3{,}6°$–$4{,}1°$ den Rhabdomeren Nr. 1 bis 6, die kleinen Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 1{,}7°$ den Rhabdomeren Nr. 7 und 8 zugeordnet werden können.

Diese Interpretation wird neben der Übereinstimmung zwischen den optomotorisch und den lichtmikroskopisch bestimmten $\Delta\varrho$-Werten (Kirschfeld u. Franceschini, 1968; Kirschfeld, 1971) und dem Unterschied in den optomotorischen ermittelten Leuchtdichtenschwellen auch noch durch folgende Ergebnisse unterstützt: Mit Hilfe optomotorischer Experimente, in denen die spektralen Empfindlichkeiten der Receptoren des *Musca*-Auges gemessen wurden (Eckert, 1971), konnte folgendes gezeigt werden: Die spektrale Empfindlichkeit der lichtempfindlichsten Receptoren, das sind erwartungsgemäß die Receptoren Nr. 1 bis 6, weisen eine gute Übereinstimmung mit der mikrospektrophotometrisch gemessenen Extinktion der Rhabdomere Nr. 1 bis 6 auf (Langer, 1966). Diese spektrale Empfindlichkeit wurde mit einem langwelligen Muster ($\lambda_e = 90°$ bzw. $\lambda_e = 10{,}6°$) aus den extrapolierten Schwellenreaktionen bestimmt, also unter Versuchsbedingungen, die vergleichbar denen sind, mit Hilfe derer die großen Öffnungswinkel $\Delta\varrho \geqq 3{,}6°$ ermittelt wurden. Diese Übereinstimmung erlaubt es, die großen Öffnungswinkel $\Delta\varrho \geqq 3{,}6°$ den Rhabdomeren Nr. 1 bis 6 zuzuordnen. Bestimmt man die spektrale Empfindlichkeit hingegen aus den Schwellenreaktionen auf ein 3°-Muster, so stimmt sie gut mit der mikrospektrophotometrisch gemessenen Extinktion der Rhabdomere Nr. 7 und 8 überein (Langer, 1966). Diese Koinzidenz gestattet es, die kleinen Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 1{,}7°$ den Receptoren Nr. 7 und 8 zuzuordnen. Weiterhin ergaben diese Experimente, daß man das lichtunempfindlichere Receptorsystem (dessen spektrale Empfindlichkeit mit der Extinktionskurve der Rhabdomere Nr. 7 und 8 übereinstimmt) mit einer um den Faktor 25–30 höheren Strahldichte reizen muß als das lichtempfindlichere (gemessen jeweils in den Maxima der spektralen Empfindlichkeiten im sichtbaren Bereich). Dies entspricht dem erwarteten Unterschied in der absoluten Lichtempfindlichkeit, wenn man den beiden Receptortypen die optomotorisch ermittelten Öffnungswinkel im diskutierten Sinn zuordnet. In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen führten auch optomotorische Untersuchungen mit polarisiertem Licht zu der Schlußfolgerung, daß bei kleinen räumlichen Wellenlängen ausschließlich das Receptorsystem Nr. 7 und 8 an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion beteiligt ist (Kirschfeld u. Reichardt, 1970).

Die oben diskutierten Befunde erlauben es somit, die großen Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 3{,}6$–$4{,}1°$ den Receptoren Nr. 1 bis 6, die kleinen Öffnungswinkel $\Delta\varrho = 1{,}7°$ den Receptoren Nr. 7 und 8 zuzuordnen. Die im Verhaltensversuch gemessene Veränderung des Öffnungswinkels $\Delta\varrho$ in Abhängigkeit von der mittleren Musterleuchtdichte gibt daher den Bereich an, in dem sich das System (H) an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion zu beteiligen beginnt. Es zeigt sich also, daß das aus den Receptoren Nr. 1 bis 6 bestehende System (D) eine wesentlich höhere Lichtempfindlichkeit besitzt und daher besonders für das Sehen bei sehr niedrigen Lichtintensitäten geeignet ist. Das System (H) der Receptoren Nr. 7 und 8 hat eine niedrigere Lichtempfindlichkeit, besitzt aber auf Grund seiner kleineren Öffnungswinkel eine wesentlich bessere Kontrastübertragung im Bereich kleiner räumlicher Wellenlängen.

4.2 Das „Reaktionsplateau"

Aus Abb. 5a–g geht hervor, daß die Stärke der optomotorischen Reaktion des Tieres auf Streifenmuster unterschiedlicher Grundwellenlängen λ_e bei großen Musterwellenlängen $\lambda_e \cong 10°$ einen Reaktionswert erreicht, der auch bei noch größeren Wellenlängen erhalten bleibt. Dieser Reaktionswert wird im folgenden als Sättigungswert $R_{\text{Sättigung}}$ bezeichnet. Vom Standpunkt der Theorie für das Bewegungssehen der Insekten – beruhend auf einer korrelativen Verrechnung von Receptorsignalen – ist dieses Ergebnis zunächst überraschend: denn berechnet man die Stärke der optomotorischen Reaktion (für eine vorgegebene Leuchtdichte $\bar{B}_e$) aus der Beziehung (1) unter Berücksichtigung von Beziehung (10) und führt man eine Proportionalitätskonstante K ein, so gilt

$$R = K \cdot F\left(\frac{w}{\lambda}\right) \cdot f(m_a) \cdot g(\lambda_e; \Delta\varphi) . \tag{14}$$

Hält man im Experiment $F(\frac{w}{\lambda})$ und $f(m_a)$ konstant, so daß

$$R \sim g(\lambda_e; \Delta\varphi) = \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda_e}$$

ist, so zeigt sich auf Grund der Struktur des Terms $g(\lambda_e; \Delta\varphi)$, daß unter diesen Bedingungen die Stärke der optomotorischen Reaktion nach Erreichen des Maximums $\lambda_{\max 1} = 4\Delta\varphi = 8°$ mit zunehmender Musterwellenlänge λ_e wieder abnehmen sollte.

Die oben genannten Bedingungen gelten für die Messungen, die in Abb. 5 dargestellt sind. In diesen Experimenten wurde die Kontrastfrequenz $\frac{w}{\lambda}$ und somit auch $F(\frac{w}{\lambda})$ konstant gehalten (s. 3,00). Im Bereich großer Musterwellenlängen ist wegen $\lambda_e \gg \Delta\varrho$ die Kontrastübertragungsfunktion $h(\lambda_e; \Delta\varrho) = 1$, so daß wegen $m_e = m_a$ auch $f(m_e) = f(m_a)$ gilt. Der Musterkontrast wurde im Experiment konstant gehalten und betrug $m_e \geqq 0.93$. Für das Receptorsystem Nr. 7 und 8 mit einem Öffnungswinkel von $\Delta\varrho = 1{,}7°$ gelten diese Beziehungen für alle Musterwellenlängen $\lambda_e \geqq 8°$, für das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 mit einem Öffnungswinkel von $\Delta\varrho = 3{,}6°$ gilt entsprechendes für alle $\lambda_e \geqq 20°$. Führt man noch die Beziehung $R_{\max} = f_{\max}(m_a)$ ein, in der $f_{\max}(m_a)$ einen Funktionswert $f(m_a)$ bezeichnet, bei dem die optomotorische Reaktion in Abhängigkeit vom übertragenen Kontrast m_a ihr Maximum annimmt und setzt man $K \cdot F(\frac{w}{\lambda}) = 1$, so gilt im Bereich großer Musterwellenlängen $\lambda_e \geqq 20°$

$$R = R_{\max} \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda_e} . \tag{15}$$

Die Stärke der optomotorischen Reaktion auf ein 360°-Muster errechnet sich unter den angegebenen Bedingungen zu

$$R_{\lambda_e = 360°} = 0{,}035 \cdot R_{\max} .$$

Einen derartigen Abfall in der Stärke der optomotorischen Reaktion im Bereich großer Musterwellenlängen konnte Götz (1965a) für die Mutante *sine oculi* (so) von *Drosophila* nachweisen. Diese Mutante besitzt nur ein Auge, bestehend aus 5 Ommatidien.

Betrachten wir zunächst nur die bei einer Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 3 \cdot 10^{+3}$ asb gemessene Reaktionsstärke in Abhängigkeit von der Musterwellenlänge, die in Abb. 5a dargestellt ist. Sie erreicht im Gegensatz zum berechneten Verlauf im Bereich des ersten Maximums ($\lambda_{\max 1}$) einen Sättigungswert. Eine mögliche Erklärung dieses Befundes wäre, daß die gemessene Reaktion gesättigt ist, so daß der theoretisch geforderte Abfall der Reaktionsstärke für große λ_e nicht meßbar ist. In diesem Fall müßte für die Sättigungsreaktion die Ungleichung

$$R_{\text{Sättigung}} \leqq 0{,}035 \cdot R_{\max} \tag{16}$$

gelten. Aus Abb. 5a ergibt sich ein Sättigungswert von ungefähr 1,5 dyn · cm, so daß dann entsprechend für $R_{\max}$ die Ungleichung

$$R_{\max} \geqq 40 \text{ dyn} \cdot \text{cm}$$

gilt. Abb. 9 zeigt den mit diesem Wert *berechneten* Reaktionsverlauf

$$R = R_{\max} f(m_a) \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda_e}$$

für eine Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 3 \cdot 10^{+3}$ asb (durchgezogene Kurve) und die unter gleichen Bedingungen *gemessene* Reaktionsstärke. Die vertikalen Balken der Meßwerte geben die Streuung des Mittelwertes an. Die berechnete Reaktionsstärke wurde gemäß dem experimentellen Befund durch einen Sättigungswert von 1,5 dyn · cm *begrenzt*. Da bei kleinen Musterwellenlängen der Musterkontrast m_e durch die Eigenschaften des receptiven Systems zu m_a reduziert wird, wurde die Abhängigkeit der Stärke der optomotorischen Reaktion vom Kontrast entsprechend der experimentellen Messung (Abb. 5h) unter Verwendung der Beziehung (7) $m_a = m_e h(\lambda_e; \Delta\varrho)$ berücksichtigt.

Vergleicht man den so berechneten Reaktionsverlauf mit den experimentellen Befunden, so zeigt sich, daß der berechnete Verlauf im Wellenlängenbereich $\lambda_e \geqq 4°$ recht gut mit den gemessenen Werten übereinstimmt; bei kleinen Musterwellenlängen von $\lambda_e = 3{,}2°$ und $\lambda_e = 1{,}5°$ hingegen ist die experimentell ermittelte Reaktionsstärke signifikant kleiner als der berechnete Wert. Dies hat zur Konsequenz, daß die Reaktion des Tieres auf ein Muster der Grundwellen-

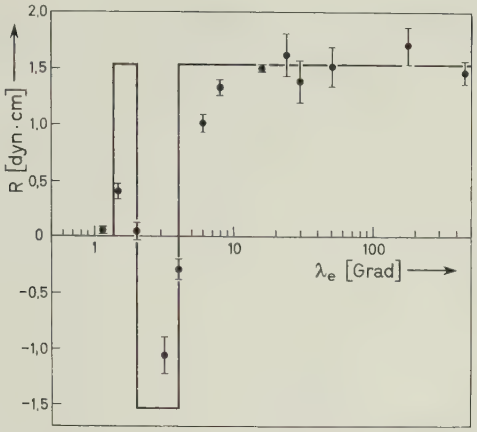

Fig. 9. Optomotor reaction as a function of the pattern wavelength λ_e as experimentally determined (filled circles; the vertical bars indicate the standard deviation of the mean; data are taken from Fig. 5a) and as calculated from the equation $R = R_{max} \cdot f(m_a) \cdot \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda_e}$ (continuous curve). From the sinus term in the above equation one derives $R_{\lambda_e} = 360° = 0{,}035 \cdot R_{max}$ and consequently $R_{max} \geqq 40$ dyne · cm. For the calculation the lower limit of R_{max} has been used. The transferred contrast m_a has been calculated from Eq. (7) modified for a rectangular brightness distribution of the pattern. The dependence of the reaction on the contrast m_a has been taken into account from the experimental data shown in Fig. 5h. According to the experimentally determined saturated reaction of about 1,5 dyne · cm the calculated reaction strength was limited to $R \leqq |1{,}5$ dyne · cm|. The difference between the calculated values and the experimental data for small spatial wavelengths of 3,2° and 1,5° respectively indicates that the absence of the reaction decrease for long spatial wavelengths – as expected on the basis of the correlation model – is not likely to be explained by a saturation effect (details see text)

länge $\lambda_e = 360°$ offensichtlich nicht der Beziehung (16) $R_{Sättigung} \leqq 0{,}035 \cdot R_{max}$ genügen kann. Da die experimentell gemessene Reaktionsstärke (R_{exp}) im Bereich kleiner Musterwellenlängen $\lambda_e < 4°$ kleiner als der berechnete Wert ist, muß man vielmehr fordern, daß die bei $\lambda_e = 360°$ gemessene Reaktionsstärke der Beziehung

$$R_{Sättigung} > R_{exp}(\lambda_e = 360°)$$

und somit auch

$$R_{Sättigung} > 0{,}035 \cdot R_{max} \qquad (17)$$

gehorcht. Hierdurch ergibt sich aber ein Widerspruch zwischen Beziehung (16) und (17), so daß unsere ursprüngliche Annahme $R_{Sättigung} \leqq 0{,}035 \cdot R_{max}$ nicht zutreffen kann.

Hiergegen ließe sich einwenden, daß bei kleinen räumlichen Wellenlängen $\lambda_e \leqq 4°$ der größte bzw. sogar alleinige Anteil der Reaktion vom Receptorsystem Nr. 7 und 8 geliefert wird, da der im Receptorsystem Nr. 1 bis 6 der übertragene Kontrast m_a bereits unter die Schwelle seiner Wirksamkeit im perzeptiven System gesunken ist. Bei größeren Wellenlängen könnte aber der hauptsächliche Reaktionsanteil vom Receptorsystem Nr. 1 bis 6 geliefert werden, für den die Beziehung $R_{Sättigung} \leqq 0{,}035 \cdot R_{max}$ durchaus gültig sein könnte. Die folgende Abschätzung zeigt, daß dies nicht sehr wahrscheinlich ist.

Bei einer Musterwellenlänge von $\lambda_e = 3{,}2°$ ist zu erwarten, daß der Reaktionsanteil des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 aufgrund der Kontrastreduktion im receptiven System bereits vernachlässigbar klein ist und die Reaktion daher ausschließlich vom Receptorsystem Nr. 7 und 8 ausgelöst wird. Berechnet man die Maximalreaktion R_{max} nicht aus der Reaktionsstärke auf ein 360°-Muster nach Beziehung (15), sondern aus dem Reaktionsbetrag auf ein 3,2°-Muster im Bereich der Gegenreaktion, so erhält man den Reaktionsbeitrag des Receptorsystems Nr. 7 und 8 (Index H) zur Maximalreaktion

$$R_{max,H} = 1{,}61 \pm 0{,}24 \text{ dyn} \cdot \text{cm} .$$

Abb. 10 zeigt den mit diesem Wert berechneten Reaktionsverlauf (durchgezogene Kurve) und die experimentell gemessenen Reaktionsstärken. Es zeigt sich, daß der Reaktionsanteil des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 um ungefähr einen Faktor 30 größer als der des Receptorsystems Nr. 7 und 8 sein müßte, um der Beziehung (16) $R_{Sättigung} \leqq 0{,}035 \cdot R_{max}$ Genüge zu leisten. Ein ähnliches Ergebnis erhält man, wenn man die experimentellen Daten, die bei einer Leuchtdichte

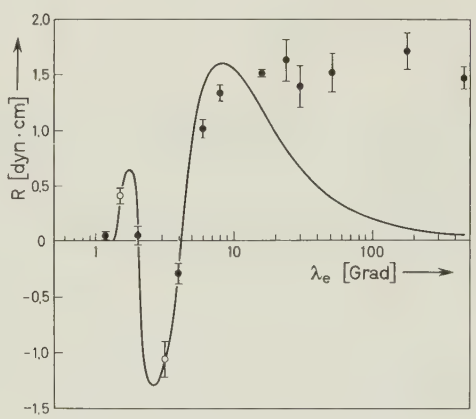

Fig. 10. Optomotor reaction calculated as a function of the pattern wavelength λ_e under the same conditions as in Fig. 9 except for the reference point, which is given by the experimentally determined reaction strength to a 3,2°- or 1,5°-pattern (filled circles). The calculated reaction curve shows the contribution of the receptor system 7 and 8 to the optomotor response. As can be seen the contribution of the receptor system 1 to 6 would have to be roughly 30 times higher in order to reach saturation which is regarded to be improbable (Kirschfeld u. Reichardt, 1970)

von 50 Apostilb erhalten wurden, zur Berechnung heranzieht.

Untersuchungen mit polarisiertem Licht, aus denen sich die Reaktionsanteile beider Receptorsysteme bestimmen lassen, haben aber ergeben, daß bei vergleichbaren Leuchtdichten die Reaktionsanteile beider Receptorsysteme ungefähr gleich groß sind, oder sich allenfalls um einen Faktor 2–3 unterscheiden (Kirschfeld u. Reichardt, 1970; Kirschfeld, persönl. Mitteilung). Um die Reaktionsstärke auf ein Muster der Wellenlänge $\lambda_e = 360°$ aber auf den experimentell ermittelten Wert anzuheben, müßte der Reaktionsanteil des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 um den Faktor 30 größer als der des Receptorsystems Nr. 7 und 8 sein. Das Reaktionsplateau kann somit wahrscheinlich nicht durch einen Sättigungseffekt erklärt werden. Gegen eine Sättigung als Erklärungsmöglichkeit spricht fernerhin auch die Abhängigkeit der optomotorischen Reaktion von der Musterwellenlänge im Bereich sehr niedriger Leuchtdichten: Aus den Abb. 5e–g geht hervor, daß, auch wenn der Reaktionsbetrag kleiner als der Sättigungswert wird, die Reaktionsstärke keinen Abfall mit zunehmender Wellenlänge aufweist, sondern ein Reaktionsplateau mit vermindertem Reaktionsbetrag erhalten bleibt.

Betrachtet man die bei einer mittleren Leuchtdichte von $\bar{B}_e \cong 3000$ asb gemessene Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Musterwellenlänge, so könnte man das Fehlen des Abfalls der Reaktionswerte im Bereich großer Musterwellenlängen erklären, wenn man annimmt, daß das Korrelationsresultat nur die Reaktionswerte $+R$, $-R$ oder Null liefern könnte. Diese Reaktionswerte könnten dann bis zur Sättigung aufsummiert werden. Mit dieser Vorstellung nicht in Einklang sind die bei $\lambda_e = 3{,}2°$ und bei $\lambda_e = 1{,}5$ gemessenen Reaktionsstärken, die sich signifikant von der Sättigungsreaktion unterscheiden.

Die bisherigen Überlegungen gehen von der Annahme aus, daß in die korrelative Verrechnung nur Meldungen von den Receptoren eingehen, deren Achsen den im optomotorischen Experiment bestimmten Winkelabstand $\overline{\Delta\varphi} = 2{,}00°$ miteinander bilden. Werden aber auch Eingänge von Receptoren korrelativ miteinander verrechnet, die durch Winkelabstände $\overline{2\Delta\varphi}$, $\overline{3\Delta\varphi}$ ... $i\Delta\varphi$ voneinander getrennt sind und gehen diese Reaktionsbeiträge ebenfalls additiv in die Gesamtreaktion ein, so müßte man die Reaktionsgleichung wie folgt modifizieren

$$R \sim A_D f_D(m_a) \sum_{\nu=1}^{i} C_{\nu D} g_\nu(\lambda_e; \nu \cdot \Delta\varphi) + A_H f_H(m_a) \sum_{\nu=1}^{i} C_{\nu H} g_\nu(\lambda_e; \nu \cdot \Delta\varphi). \quad (18)$$

Hierin bedeuten $C_{\nu D}$ und $C_{\nu H}$ Gewichtsfaktoren, die dem ν-ten Reaktionsbeitrag des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 (Index D) bzw. des Receptorsystems Nr. 7 und 8 (Index H) aus der korrelativen Verrechnung zwischen den Signalen von Receptoren zugeordnet wird, die durch den Winkelabstand $\nu \cdot \Delta\varphi$ getrennt sind. A_D und A_H sind Faktoren, die den Anteil der beiden Receptorsysteme an der Gesamtreaktion wiedergeben. Der Einfachheit halber sei angenommen, daß 1. beide Receptorsysteme einen ungefähr gleichen Reaktionsbeitrag liefern (unter vergleichbaren Bedingungen z. B. großer Wellenlängen), so daß $A_D = A_H$ ist (Kirschfeld u. Reichardt, 1970; Kirschfeld, persönl. Mitteilung) und 2. daß $C_{\nu D} = C_{\nu H} = C_\nu$ ist.

Setzt man zunächst einmal $C_\nu = 1$, so ergibt eine Berechnung von R als Funktion von λ_e und ν unter diesen Bedingungen, daß die Stärke der Reaktion auf ein 360°-Muster für alle $\nu \geqq 7$ bis zur Sättigung aufsummiert wird. Optomotorische (McCann u. MacGinitie, 1965) und elektrophysiologische Untersuchungen (Bishop, Keehn u. McCann, 1968) haben aber ergeben, daß im *Musca*-Auge wahrscheinlich nur Signale von benachbarten und übernächst benachbarten Receptoren miteinander verrechnet werden und ν somit nur die Werte $\nu = 1$ und $\nu = 2$ annehmen kann. Es ist daher unter den oben genannten Bedingungen nicht zu erwarten, daß das Reaktionsplateau durch eine Aufsummation der Reaktionsstärke bis zur Sättigung erklärt werden kann. Es zeigt sich weiterhin, daß, wenn man korrelative Verrechnungseinheiten mit Abtastbasen $\nu > 1$ berücksichtigt, die Zahl der Nullstellen in einem definierten Bereich, z. B. für $\lambda_e \geqq 1°$, proportional zu ν ansteigt und Nullstellen auch im Bereich $\lambda_e > 4°$ auftreten müßten. Wie die in den Abb. 5a–d dargestellten Experimente zeigen, ist dies aber offensichtlich nicht der Fall. Hebt man fernerhin die Einschränkung für den Gewichtsfaktor C_ν auf und läßt ihn mit größer werdendem ν kleiner werden, analog z. B. den Inhibitionskoeffizienten beim visuellen System von *Limulus* (siehe Reichardt, 1961), so sollte die Lage der Nulldurchgänge der optomotorischen Reaktion obendrein sehr empfindlich von der mittleren Musterleuchtdichte abhängen, sobald $\nu > 1$ ist. (Gleiches gilt, wenn man C_ν mit größer werdendem ν größer wird.) Eine derartige Abhängigkeit der Nullstellenlage konnte aber experimentell ebenfalls nicht gefunden werden (s. Abb. 5a–d).

Wie wir gesehen haben, läßt sich somit die von der Theorie geforderte Abnahme der Reaktionsstärke bei großen Musterwellenlängen wahrscheinlich nicht durch einen Sättigungseffekt erklären. Die experimentell ermittelten Reaktionsstärken im Bereich großer Wellenlängen $\lambda_e > \lambda_{max1} = 8°$, die wesentlich größer als die der Theorie nach erwarteten sind, lassen daher die Vermutung aufkommen, daß die Abnahme der Reaktionsstärke in diesen Bereich durch einen anderen

Reaktionsmechanismus (oder auch -mechanismen) verdeckt wird. Dieser Reaktionsmechanismus hätte zumindest zwei Funktionen zu erfüllen:

1. Müßte er im Bereich großer Musterwellenlängen den auf der Basis des Korrelationsmodells erwarteten Abfall der Reaktionsstärke kompensieren.

2. Müßten von diesem System optomotorische Reaktionen auch noch bei Leuchtdichten ausgelöste werden, die unterhalb der Leuchtdichtenschwelle $\bar{B}_D^* \geqq 3 \cdot 10^{-4}$ asb (s. 4,1) des Receptorsystems Nr. 1 bis 6 liegen (s. Abb. 5f, g).

Für diesen Reaktionsmechanismus könnte man sich z. B. vorstellen, daß benachbart liegende Receptoren Nr. 1 bis 6 bzw. benachbart liegende Cartridges zu Gruppen zusammengefaßt werden, bevor ihre Signale in eine korrelative Verrechnung eingehen. Dies hätte zur Folge:

1. Daß der Öffnungswinkel dieses Systems und damit auch seine absolute Lichtempfindlichkeit vergrößert würden. Mit dieser Vorstellung übereinstimmend wurde bei einer Leuchtdichte von $\bar{B}_e = 1{,}6 \cdot 10^{-4}$ asb ein Öffnungswinkel von $\Delta\varrho = 11°$ ermittelt, der bereits sehr viel größer als der eines Receptors Nr. 1 bis 6 ist (es handelt sich hierbei allerdings um eine Einzelmessung an nur einem Tier, s. Abb. 5g, o). Daß dieser Öffnungswinkel auf Receptoren Nr. 1 bis 6 zurückzuführen ist und nicht etwa auf einer Zusammenschaltung von Receptoren Nr. 7 und 8 ergibt sich daraus, daß an der Schwelle optomotorischer Reaktionen mit einem langwelligen Muster ($\lambda_e = 90°$) eine spektrale Empfindlichkeit gemessen werden kann, die mit der der Receptoren Nr. 1 bis 6 übereinstimmt, (Eckert, 1971).

2. Daß auch die Abtastbasis vergrößert werden könnte, ohne daß dieses System eine Gegenreaktion im Bereich $\lambda_e > 4°$ liefern würde. Diese könnte aufgrund der großen Öffnungswinkel und der hierdurch verringerten Kontrastübertragung bereits zu Null reduziert sein, so daß dieses System zur Gesamtreaktion nur *positive* Reaktionsanteile im Bereich großer räumlicher Wellenlängen beitragen würde. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, inwiefern diese Vorstellungen verifiziert werden können.

4.3 Abbildungseigenschaften des Musca-Komplexauges

Mit der Trennung beider Receptorsysteme im optomotorischen Experiment ist es möglich, die Übertragungseigenschaften beider Systeme für räumliche Wellenlängen anzugeben. Ganz allgemein hängt die Leistungsfähigkeit des Komplexauges von den Größen $\Delta\varphi$ und $\Delta\varrho$ ab: je kleiner $\Delta\varphi$ ist, um so besser ist das Auflösungsvermögen; je kleiner $\Delta\varrho$ ist, um so besser ist die Kontrastübertragung. Bezeichnet man mit N die Anzahl der Ommatidien, so gilt für eine optimale Bildübertragung: $\Delta\varphi \to 0$; $\Delta\varrho \to 0$; $N \to \infty$. Bei zunehmender Anpassung der Winkel $\Delta\varphi$ und $\Delta\varrho$ an diese Optimalbedingung vermindert sich allerdings der Lichtfluß Φ im Receptor, da dieser dem Linsenquerschnitt $(r_0 \cdot \Delta\varphi)^2$ und der Leuchtdichte $\bar{B}_a \sim \Delta\varrho^2 \cdot \bar{B}_e$ [siehe Gl. (8)] proportional ist (Götz, 1964, 1965a, b; Reichardt, 1969), d. h. es ist:

$$\Phi \sim r_0^2 \cdot \Delta\varphi^2 \cdot \Delta\varrho^2 \cdot \bar{B}_e .$$

(Mit r_0 ist der Augenradius, mit $\bar{B}_a$ die in der Receptorebene wirksame Leuchtdichte bezeichnet.) Für die Optimalbedingung gilt somit auch $\Phi \to 0$. Je besser $\Delta\varphi$ und $\Delta\varrho$ an diese Optimalbedingung angepaßt sind, um so schlechter wird aber das Signal zu Quantenrausch Verhältnis, so daß der Vorteil besserer Auflösung und Kontrastübertragung verloren geht. Der Lichtfluß und somit das Produkt $\Delta\varphi \cdot \Delta\varrho = k$ darf daher einen endlichen Wert $k > 0$ nicht unterschreiten. Das *Verhältnis* beider Größen ist durch diese Bedingung nicht festgelegt. Götz (1964, 1965a, b) zeigte, daß bei einem vorgegebenen k, d. h. bei konstanter Lichtübertragung $\Phi/\bar{B}_e$, ein Optimum für die Bildübertragung hinsichtlich Auflösungsvermögen *und* Kontrastübertragung erreicht wird, wenn $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ folgende Werte annimmt: Gehorcht die Kontrastbewertung bei der Bewegungsperception einem *linearen* Zusammenhang, so ist ein Optimum im Verhältnis beider Winkelgrößen erreicht, wenn

$$\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 0{,}88 \qquad (19)$$

ist. Folgt die Kontrastbewertung hingegen einer *quadratischen* Abhängigkeit, wie man sie erwartet, wenn die Bewegungsperception auf einer Korrelation von Signalen benachbarter Receptoren beruht (Reichardt, Varjú, 1957–1967), so gilt für die Optimalbedingung

$$\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 0{,}62 \qquad (20)$$

[Eine eingehendere Diskussion der Voraussetzungen für die Berechnung dieser Optimalwerte ist bei Götz (1965, a) zu finden.] Für diese Optimalbedingungen [Gl. (19, 20)] fällt der Abfall der Kontrastübertragungsfunktion (Gl. 7) in den Bereich der Auflösungsgrenze $2\Delta\varphi$. Ist dagegen $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ größer als der Optimalwert, so fällt die Kontrastübertragungsfunktion bereits unterhalb der Auflösungsgrenze ab und die Bildübertragung ist durch die mangelnde Kontrast-

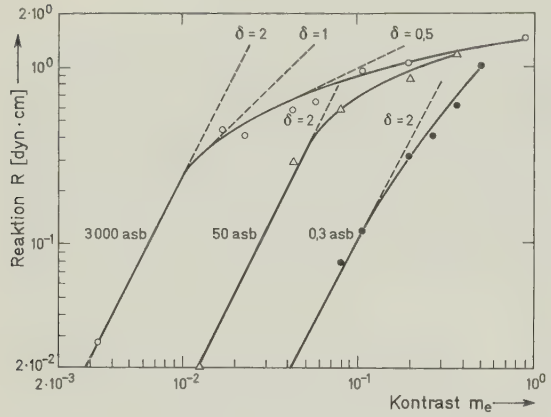

Fig. 11. Optomotor reaction as a function of the pattern contrast m_e measured with a pattern wavelength of 360° and a contrast frequency of $\frac{w}{\lambda} = 1$ Hz. Parameter of the reaction is the mean pattern brightness as indicated: 3000 asb (○); 50 asb (△); 0,3 asb (●). δ indicates the slope of the contrast dependent reaction $R \sim m_e^{\delta}$

übertragung begrenzt. Ist auf der anderen Seite $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ kleiner als der Optimalwert, so ist die Kontrastübertragung wesentlich besser als aufgrund der optischen Auflösung ausgenützt werden kann und die Bildübertragungseigenschaften werden durch die mangelnde optische Auflösung limitiert.

Abbildung 11 zeigt die Abhängigkeit der optomotorischen Reaktion $R \sim f(m_e)$ vom Musterkontrast m_e für die Leuchtdichten 3000 Apostilb (○) 50 Apostilb (△) und 0,3 Apostilb (●) (Daten der Abb. 5 entnommen). Im Bereich niedriger Leuchtdichten (0,3 asb) folgt die Kontrastbewertung einer *quadratischen* Beziehung ($\delta = 2$), wohingegen bei hohen Leuchtdichten eine quadratische Abhängigkeit nur bei kleinen Kontrastwerten $m_e \leqq 0{,}01$ (bei 3000 asb) bzw. $m_e \leqq 0{,}05$ (bei 50 asb) vorhanden ist. Bei höheren Kontrastwerten ist der Exponent δ nicht mehr konstant: er erreicht zunächst den Wert $\delta = 1$ (lineare Kontrastbewertung), wird bei noch größeren Kontrastwerten aber schließlich sogar kleiner als Eins.

Hieraus kann nicht unbedingt geschlossen werden, daß die Kontrastbewertung im perceptiven System des Tieres *nicht* quadratisch ist. Eine *quadratische* Abhängigkeit, wie man sie aufgrund einer Korrelation der Receptorsignale erwarten würde, beruht auf der Annahme, daß das Receptorpotential *proportional* der Anzahl der absorbierten Lichtquanten ist. Elektrophysiologische Messungen der Abhängigkeit des Receptorpotentials von der Lichtintensität zeigen aber, daß diese Annahme nur im Bereich niedriger Lichtintensitäten zutreffend ist, daß aber bei höheren Lichtintensitäten das Receptorpotential immer stärker von der Proportionalität abweicht und in eine Sättigung übergeht (Scholes, 1969). Diese Nichtproportionalität verläuft in der Richtung, daß der Exponent δ *kleiner* als Zwei wird, auch wenn die Bewegungsperception auf einer korrelativen Verrechnung der Signale von benachbarten Receptoren beruht. Man darf daher mit einer gewissen Vorsicht annehmen, daß die Kontrastbewertung bei der Bewegungsperception einer quadratischen Abhängigkeit gehorcht.

Die folgende Tab. 1 zeigt einen Vergleich der optomotorisch ermittelten Werte von $\Delta\varrho$ und $\Delta\varphi$ mit den nach Gl. (20) aus der Beziehung $\Delta\varrho \cdot \Delta\varphi = \text{konst.}$ berechneten Optimalwerten für ein hypothetisches Facettenauge gleicher Größe und gleicher Lichtübertragung. Das die Lichtübertragung $\Phi/\overline{B}_e$ limitierende Produkt $\Delta\varrho \cdot \Delta\varphi$ ergibt sich aus den experimentell ermittelten Werten zu $k_H = 3{,}45\ \text{Grad}^2$ für das Receptorsystem Nr. 7 und 8 (Index H) und zu $k_D = 7{,}75\ \text{Grad}^2$ für das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 (Index D).

Tabelle 1

	Receptorsystem Nr. 7 und 8		Receptorsystem Nr. 1 bis 6	
	optimal	gemessen	optimal	gemessen
$\Delta\varphi$	2,35°	2,0°	3,54°	2,0°
$\Delta\varrho$	1,46°	1,7°	2,19°	3,6°
$\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$	0,62	0,83	0,62	1,86

Abbildung 12 veranschaulicht die funktionelle Bedeutung der Übertragungseigenschaften für räumliche Wellenlängen λ_e in beiden Receptorsystemen. Die Abbildung zeigt die Abhängigkeit des übertragenen Kontrastes von der Musterwellenlänge. Entsprechend der Abhängigkeit der optomotorischen Reaktion vom *Quadrat* des übertragenen Kontrastes (Abb. 11, McCann u. MacGinitie, 1965) ist das Quadrat der Kontrastübertragungsfunktion $h^2(\lambda_e; \Delta\varrho)$ angegeben. Die im *Musca*-Auge verwirklichten Verhältnisse (durchgezogene Kurven a und c) sind mit denen für ein hypothetisches Facettenauge gleicher Größe und Lichtübertragung verglichen, dessen Divergenz- und Öffnungswinkel an die Optimalbedingung [Gl. (20)] angepaßt sind (gestrichelte Kurven b und d). Wie ein Vergleich der Kurven a und b zeigt, stimmen für das Receptorsystem Nr. 7 und 8 die experimentell ermittelten Werte gut mit den berechneten Optimalwerten überein. Für das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 (Kurven c und d) hingegen findet man stark abweichende Werte. Das experimentell ermittelte Verhältnis beider Winkelgrößen ist wesentlich größer als der Optimalwert. In diesem System ist daher die Übertragung räumlicher Wellenlängen λ_e weitgehend auf Grund der schlechten Kontrastübertragung eingeschränkt, da der Abfall der Kontrastübertragungsfunktion innerhalb des Auflösungsbereichs liegt. Mit

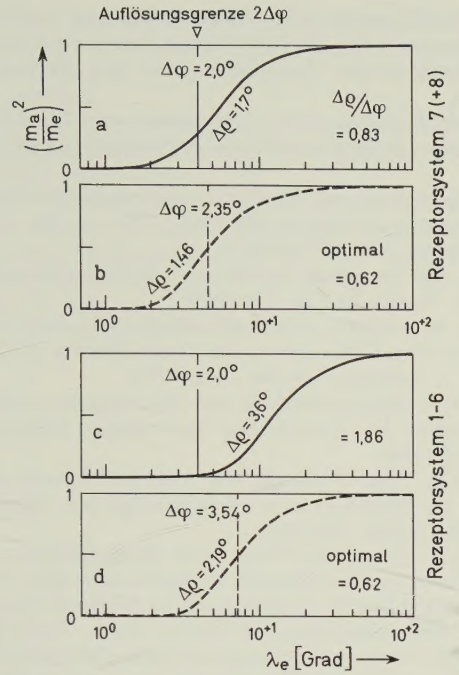

Fig. 12. Transfer properties of the light receptor systems in the *Musca* compound eye with respect to spatial wavelength λ_e[degrees = Grad]. The transfer properties depend on the interommatidial angle $\Delta\varphi$ and the acceptance angles $\Delta\varrho$ of the receptor visual fields. $\Delta\varphi$ limits the resolving power (resolution limit: Auflösungsgrenze $2\Delta\varphi$) whereas $\Delta\varrho$ limits the contrast transfer for small spatial wavelengths according to the contrast transfer function $h(\lambda_e; \Delta\varrho)$. Theoretical considerations have led to an optimal ratio $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 0{,}62$ (Götz, 1965a, b). For this optimal ratio the decrease of the contrast transfer, given by $(m_a/m_e)^2$, is in the range of the resolution limit $2\Delta\varphi$. The figure shows the square of the contrast ratio (m_a/m_e) due to a square law relationship between the strength of the optomotor reaction and the pattern contrast. Curves a and c correspond to the actual values derived from optomotor experiments, curves b and d show the optimal values for the corresponding receptor systems. Whereas there is good agreement between optimal and actual value of $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi}$ for the receptorsystem 7 and 8, the transfer of spatial wavelengths in the receptorsystem 1 to 6 is mainly limited by the reduced contrast transfer

zunehmender Linearisierung der Kontrastbewertung bei höheren Leuchtdichten und großen Kontrastwerten (s. Abb. 11) tritt an Stelle von Gl. (20) die Optimalbedingung (19) $\frac{\Delta\varrho}{\Delta\varphi} = 0{,}88$ und die Übereinstimmung zwischen Optimalwert und experimentell ermitteltem wird für das Receptorsystem Nr. 7 und 8 noch besser. Für das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 wird die Übertragung räumlicher Wellenlängen weiterhin durch die mangelnde Kontrastübertragung begrenzt.

Es zeigt sich somit, daß die auf Grund lichtmikroskopischer Untersuchungen (Kirschfeld u. Franceschini, 1968; Zus. Kirschfeld, 1971) erschlossenen Unterschiede zwischen dem Receptorsystem Nr. 1 bis 6 und dem Receptorsystem Nr. 7 und 8 mit den im optomotorischen Experiment ermittelten Unterschieden übereinstimmen. Das Receptorsystem Nr. 7 und 8 (System *H*) besitzt auf Grund seiner kleineren Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ eine wesentlich bessere Kontrastübertragung im Bereich kleiner räumlicher Wellenlängen, so daß optomotorische Reaktionen im Bereich $\lambda_e < 4°$ fast ausschließlich über dieses Receptorsystem ausgelöst werden. Das Receptorsystem Nr. 1 bis 6 (System *D*) andererseits besitzt eine höhere Lichtempfindlichkeit und ist somit besonders für das Sehen bei niedrigen Leuchtdichten geeignet. An der Schwelle optomotorischer Reaktionen werden möglicherweise auch noch Gruppen von Receptoren 1 bis 6 zusammengeschaltet, worauf die Vergrößerung des Öffnungswinkels auf $\Delta\varrho \approx 11°$ hindeutet (s. 4,2). Hierdurch würde sich die „Lichtstärke" eines derartigen Receptorsystems erhöhen. Der Unterschied zwischen beiden Receptorsystemen geht noch weiter: Ebenfalls in Verhaltensexperimenten konnte gezeigt werden, daß sich beide Systeme auch in ihrer Empfindlichkeit gegenüber polarisiertem Licht (Kirschfeld u. Reichardt, 1970) und in ihrer spektralen Eigenschaften (Eckert, 1971) unterscheiden.

Für fruchtbare Diskussionen möchte ich den Herren Prof. W. Reichardt, Dr. K. Kirschfeld, Dr. K. G. Götz, Dr. N. Franceschini und B. Pick danken. Den Herren Dr. K. G. Götz und Dipl.-Phys. H. Wenking möchte ich für Rat und Hilfe beim Bau der Messapparatur danken, Herrn Feinmechanikermeister Braun und seinen Mitarbeitern für den Bau des Doppelspulensystems und der Reizgebungsapparatur. Für die Anfertigung der Abbildungen bin ich Herrn Freiberg, für das Fertigstellen des Manuskriptes Frl. I. Geiss zu besonderem Dank verpflichtet.

Die Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften ermöglichte meine Arbeit am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik durch ein Stipendium.

Nachtrag bei der Korrektur

Nach Drucklegung durchgeführte Experimente haben ergeben, daß die Stärke der optomotorischen Reaktion (in Abhängigkeit von der räumlichen Musterwellenlänge) nach Erreichen eines Maximums bei $\lambda_e = 10°$ im Bereich größerer Musterwellenlängen wieder abnimmt (Eckert, 1972). Dies stimmt mit der Erwartung überein, wenn man für die Bewegungsperzeption im visuellen System der Fliege eine korrelative Verrechnung der Signale benachbarter Receptoren annimmt. In diesen Experimenten wurden dem in üblicher Weise präparierten Tier ein Auge vollkommen und das andere in einer Weise (mit undurchsichtiger Farbe) abgedeckt, daß nur weniger als 10 Ommatidien optische Reize empfangen konnten. Die mittlere Musterleuchtdichte wurde so abgeglichen, daß sich die Reaktion nicht mehr in der Sättigung befand. Kontrast und Kontrastfrequenz der Muster wurden entsprechend den der Abb. 5 zu Grunde liegenden Experimenten konstant gehalten.

Literatur

Autrum, H.J., v. Zwehl, V.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z. vergl. Physiol. **48**, 357—384 (1964)

Braitenberg, V.: Patterns of Projection in the Visual System of the Fly. I. Retina-Lamina Projections. Exp. Brain Res. **3**, 271—298 (1967)

Braitenberg, V., Burkhardt, W.: Unveröffentl. Exp. (1970)

Bishop, L., Keehn, D., McCann, G.D.: Motion Detection by Interneurons of Optic Lobes and Brain of the Flies *Calliphora phaenicia* and *Musca domestica*. J. Neurophysiol. **31**, 509—525 (1968)

Boschek, C.B.: On the Fine Structure of the Peripheral Retina and Lamina ganglionaris of the Fly *Musca domestica*. Z. Zellforsch. **118**, 369—409 (1971)

Briggs, M.: Retinene-1 in Insect Tissues. Nature (Lond.) **192**, 874—875 (1961)

Campbell, F.W.: Trends in Physiological Optics. In: Processing of Optical Data by Organisms and by Machines. Reichardt, W., Ed. Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi" (1969)

Eckert, H.: Die spektrale Empfindlichkeit des Komplexauges von *Musca*. Kybernetik **9**, 145—156 (1971)

Eckert, H.: Optomotor Response of the Housefly *Musca* as a Function of Long Spatial Wavelengths. Ann. Rep. Div. Eng. Appl. Sci., p. 111, Caltech 1972

Eckert, H., Reichardt, W.: Kybernetik (1974), in Vorbereitung

Fermi, G., Reichardt, W.: Optomotorische Reaktionen der Fliege *Musca domestica* (Abhängigkeit der Reaktion von der Wellenlänge, der Geschwindigkeit, dem Kontrast und der mittleren Leuchtdichte bewegter periodischer Muster). Kybernetik **2**, 15—28 (1963)

Franceschini, N.: Sur le traitement optique de l'information visuelle dans l'oeil composé de la drosophile. Thèse 1971, C.N.R.S. (Paris) No. A. O. 3802 (1971)

Franceschini, N., Kirschfeld, K.: Les phénomènes de pseudopupille dans l'oeil composé de *Drosophila*. Kybernetik **9**, 159—173 (1971)

Gaffron, M.: Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. **20**, 200—387 (1934)

Götz, K.G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. Kybernetik **2**, 77—92 (1964)

Götz, K.G.: Die optischen Übertragungseigenschaften der Komplexaugen von *Drosophila*. Kybernetik **2**, 215—221 (1965a)

Götz, K.G.: Verhaltensanalyse des visuellen Systems der Fruchtfliege *Drosophila*. Mitt. Max-Planck-Gesellsch. **6**, 346—365 (1965b)

Hassenstein, B.: Wandernde geometrische Interferenzfiguren im Insektenauge. Naturwissenschaften **37**, 45—46 (1950)

Hassenstein, B.: Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration (Versuche am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*). Z. vergl. Physiol. **33**, 301—326 (1951)

Hassenstein, B.: Die Stärke von optokinetischen Reaktionen auf verschiedene Mustergeschwindigkeiten. Z. Naturforsch. **13**b, 1—6 (1958)

Hassenstein, B.: Über die Wahrnehmung der Bewegung von Figuren und unregelmäßigen Helligkeitsmustern (Nach verhaltensphysiologischen Untersuchungen am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*). Z. Naturforsch. **14**b, 659—574 (1959)

Hassenstein, B.: Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster (Nach Messungen am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*). Z. Naturforsch. **14**b, 659—674 (1959)

Hassenstein, B., Reichardt, W.: Systemtheoretische Analyse einer Verhaltensweise (der Wechsel-Folgen-Reaktion des Rüsselkäfers *Chlorphanus viridis*). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg **1952**, 95—102

Hassenstein, B., Reichardt, W.: Der Schluß von Reiz-Reaktions-Funktionen auf Systemstrukturen. Z. Naturforsch. **8**b, 518—524 (1953)

Hassenstein, B., Reichardt, W.: Functional Structure of a Mechanism of Perception of Optical Movement. Proc. 1. Int. Congress Cyb., Namur, 797—801 (1956)

Hertz, M.: Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens II. Z. vergl. Physiol. **20**, 579—615 (1934)

Järvilehto, M., Zettler, F.: Electrophysiological-Histological Studies on Some Visual Cells and Second Order Neurons of an Insect Retina. Z. Zellforsch. **136**, 291—306 (1973)

Kirschfeld, K.: Das anatomische und physiologische Sehfeld der Ommatidien im Komplexauge von *Musca*. Kybernetik **2**, 249—257 (1965)

Kirschfeld, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. Exp. Brain Res. **3**, 248—270 (1967)

Kirschfeld, K.: Absorption Properties of Photopigments in Single Rods, Cones, and Rhabdomeres. In: Reichardt, W. (Ed.): Processing of Optical Data by Organisms and by Machines. Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi" (1969a)

Kirschfeld, K.: Optics of the Compound Eye. In: Reichardt, W. (Ed.): Processing of Optical Data by Organisms and by Machines. Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi". (1969b)

Kirschfeld, K.: Aufnahme und Verarbeitung optischer Daten im Komplexauge von Insekten. Naturwissenschaften **58**, 201—209 (1971)

Kirschfeld, K., Franceschini, N.: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von *Musca*. Kybernetik **5**, 47—52 (1968)

Kirschfeld, K., Franceschini, N.: Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*. Kybernetik **6**, 13—22 (1969)

Kirschfeld, K., Reichardt, W.: Optomotorische Versuche an Musca mit linear polarisiertem Licht. Z. Naturforsch. **25**b, 228 (1970)

Kunze, P.: Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. Z. vergl. Physiol. **44**, 656—684 (1961)

Langer, H.: Spektrometrische Untersuchung der Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Facettenauge. Verh. dtsch. Zool. Ges. Jena, 329—358 (1966)

McCann, G.D., MacGinitie, G.F.: Optomotor Response Studies of Insect Vision. Proc. roy. Soc., Ser. B, **163**, 369—401 (1965)

Reichardt, W.: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems (bei der optischen Bewegungswahrnehmung eines Insektes) Z. Naturforsch. **12**b, 448—457 (1957)

Reichardt, W.: Die Verarbeitung optischer Nachrichten im ZNS der Insekten. In: Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen, 109—125 (1961). Hrsg.: Nachrichtentechnische Gesellschaft im VDE

Reichardt, W.: Movement Perception in Insects. In: Processing of Optical Data by Organisms and Machines. W. Reichardt, Ed. Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi" (1969)

Reichardt, W., Varjú, D.: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen. Z. Naturforsch. **14**b, 674—689 (1959)

Reichardt, W., Varjú, D.: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen II. Z. Naturforsch. **22**b, 1343–1351 (1967)

Reichardt, W., Braitenberg, V., Weidel, G.: Auslösung von Elementarprozessen durch einzelne Lichtquanten im Fliegenauge (Verhaltensexperimente an der Stubenfliege *Musca*). Kybernetik **5**, 148—169 (1968)

Scholes, J.: The Electrical Responses of the Retinal Receptors and the Lamina in the Visual System of the Fly *Musca*. Kybernetik **6**, 149—162 (1969)

Varjú, D.: Optomotorische Reaktionen auf die Bewegung periodischer Helligkeitsmuster. Z. Naturforsch. **14**b, 724—735 (1959)

Vowles, D. M.: The Receptive Fields of Cells in the Retina of the Housefly *(Musca domestica)*. Proc. roy. Soc. B, **164**, 552—576 (1966)

Washizu, Y., Burkhardt, D., Streck, P.: Visual Field of Single Retinula Cells and Interommatidial Inclination in the Compound Eye of the Blowfly *Calliphora. erythrocephala*. Z. vergl. Physiol. **48**, 413—428 (1964)

Zettler, F., Järvilehto, M.: Lateral Inhibition in an Insect Eye. Z. vergl. Physiol. **76**, 233—244 (1972)

Dr. Hendrik Eckert
University of Southern California
Department of Biological Sciences
University Park
Los Angeles/Calif. 90007/USA